Estudios sobre la biodiversidad tropical mexicana: conservación y aprovechamiento sustentable

Coordinadores

Miguel Ángel Peralta Meixueiro, Juan Felipe Ruan Soto, Iván de la Cruz Chacón, Esteban Pineda Diez de Bonilla, Marisol Castro Moreno y Bruno Andrés Than Marchese

Colección Jaguar



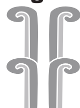
UNICACH

Estudios sobre la biodiversidad tropical mexicana: conservación y aprovechamiento sustentable

Coordinadores
Miguel Ángel Peralta Meixueiro
Juan Felipe Ruan Soto
Esteban Pineda Diez de Bonilla
Marisol Castro Moreno
Bruno Andrés Than Marchese
Iván de la Cruz Chacón



Colección
Jaguar



UNICACH

El jaguar es una de las especies más representativas de la fauna chiapaneca y el símbolo por antonomasia de la biodiversidad en nuestro estado. Bajo su nombre están contenidos todos los títulos pertenecientes al ámbito de las ciencias naturales producidos en la universidad.

Primera edición: 2021

1ª Avenida Sur Poniente número 1460
C. P. 29000, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
www.unicach.mx
editorial@unicach.mx

ISBN: 978-607-543-146-8

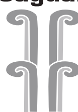
Diseño de la colección: Manuel Cunjamá
Diseño de portada: Sergio de Jesús Siliceo Abarca

Los contenidos de las notas son responsabilidad de los autores y no reflejan necesariamente la opinión de los Coordinadores, de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas o del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Esta obra fue dictaminada por el Comité Editorial del Instituto de Ciencias Biológicas siguiendo los lineamientos en materia editorial de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

Impreso en México

Estudios sobre la biodiversidad tropical mexicana: conservación y aprovechamiento sustentable

Coordinadores
Miguel Ángel Peralta Meixueiro
Juan Felipe Ruan Soto
Esteban Pineda Diez de Bonilla
Marisol Castro Moreno
Bruno Andrés Than Marchese
Iván de la Cruz Chacón






creative
commons

Índice

Presentación

El presente libro fue ideado desde un inicio como una pequeña muestra de las investigaciones que a diario se realizan en los programas de posgrado de México, principalmente de la región sur-sureste, sobre temas de biodiversidad y conservación. Por tal motivo, la Coordinación de Investigación y Posgrado, así como las coordinaciones del doctorado y la maestría en ciencias en biodiversidad y conservación de ecosistemas tropicales, del Instituto de Ciencias Biológicas (ICBIOL) de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH, se organizan para desarrollar del 28 al 30 de octubre de 2020 en la ciudad de Tuxtla Gutiérrez, el Primer Congreso de Posgrados en Biodiversidad y Conservación del Sursureste Mexicano. Dicho evento contó con la participación de aproximadamente 500 personas y numerosas ponencias y conferencias magistrales sobre diversos temas asociados al conocimiento y conservación de la biodiversidad en el sursureste de México.

En este evento fueron protagonistas indiscutibles los estudiantes de posgrado que desarrollan sus tesis o colaboran en proyectos de investigación en los estados de la región, destacando los estudios realizados en Campeche, Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán, aunque también participaron estudiantes de la Ciudad de México, Jalisco y Puebla, entre otras entidades de la República.

Esta obra consta de 15 capítulos elaborados por estudiantes y recién egresados de posgrados del centro y sur del país. Inicia con el trabajo de variación vocal del mirlo garganta blanca en la Sierra de Atoyac, Guerrero México, como una invitación a la lectura íntegra de esta obra. Le sigue el trabajo sobre el impacto del manejo de la selva baja de los antiguos popolocas. En los siguientes dos capítulos se describen las

condiciones ambientales de dos especies tropicales maderables. El capítulo 5 nos muestra la riqueza de ciliados de las lagunas de Montebello, Chiapas. Los capítulos 6 y 7 nos ilustran la biogeografía de peces del Cenomaniano de Chiapas y la ictiodiversidad en la laguna Pampa El Cabildo, respectivamente.

Los capítulos 8 y 9 tratan sobre mamíferos, el primero recalcando la importancia de las áreas verdes periurbanas y el segundo sobre murciélagos hospederos del virus del dengue. El capítulo 10 nos ofrece los resultados de emplear diferentes métodos de encapsulación para árnica mexicana. Los capítulos 11 y 12 nos hablan de la quimiodiversidad de las especies de *Bursera* acompañada de su contexto histórico y la relevancia de su actividad biológica y sobre la búsqueda de compuestos químicos denominados metabolitos secundarios, producidos por el chicozapote que tengan acción biológica sobre microorganismos como hongos, parásitos y bacterias.

El capítulo 13 relata la búsqueda de conocer el efecto de proteínas de diferentes tipos de insectos en el crecimiento de crías de iguana negra. El capítulo 14 tuvo como objetivo conocer la apreciación comunitaria de crocodilianos en zonas aledañas a la porción oriente del Sistema Estuarino Puerto Arista (SEPA), Chiapas, México. Finalmente, el capítulo 15 explica la manera en que los antiguos habitantes del grupo residencial Limón de Palenque, Chiapas, se relacionaban con su entorno inmediato, así como la forma en que aprovecharon y explotaron los recursos naturales a su alcance.

Los Coordinadores

Prólogo

En junio de 1986, poco después de recibir mi título de licenciatura en Biología por la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM-X) de la Ciudad de México, migré a Tuxtla Gutiérrez, Chiapas en busca de mi primer empleo como biólogo. En ese viaje llevé desde mi lugar de residencia (Naucalpan, Estado de México) mis escasas pertenencias, consistentes en un viejo auto VW sedán (mejor conocido como "vocho"), una maleta grande de libros, otra de ropa, una guitarra y, por supuesto, mi flamante título de licenciatura. Una vez en Tuxtla visité el zoológico de la ciudad (ZOOMAT) con la esperanza de encontrar una oportunidad laboral. Su fundador y director, don Miguel Álvarez del Toro, me recibió amablemente en su oficina y charlamos largo rato acerca de la maravillosa diversidad faunística de Chiapas. Sin embargo, en ese momento no existían vacantes, por lo que decidí acercarme a la dirección general del Instituto de Ciencias y Artes de Chiapas (ICACH), sabiendo que contaba con una Escuela de Biología de reciente creación. El entonces director general, doctor José Cruz Zambrano, me indicó en ese momento que si no contaba con estudios de posgrado sería muy difícil que pudieran incorporarme a la plantilla docente. La misma historia se repitió cuando visité el Centro de investigaciones Ecológicas del Sureste (CIES) en San Cristóbal de Las Casas: "sin una maestría aquí no tienes posibilidades", me dijeron. Fue entonces cuando me propuse realizar estudio de posgrado, de preferencia en Chiapas. Solo que había un problema: no existían programas de posgrado relacionados con las ciencias naturales en la región. Para ello tendría que trasladarme al centro del país o al extranjero, cosa que algunos años después haría.

Con el relato de esta experiencia personal quiero llamar la atención de los numerosos jóvenes estudiantes de licenciaturas interesados en continuar su formación a nivel de maestría y doctorado en la región con mayor biodiversidad del país: durante la última década se han multiplicado los programas de posgrado relacionados con la biodiversidad y su conservación en universidades y centros de investigación regionales, y ahora ustedes son privilegiados al disponer de varias opciones para estudiar un posgrado atractivo y de buen nivel académico en su propio estado. Tal es el caso de Chiapas, donde existen reconocidos programas relacionados con los recursos naturales y la biodiversidad en instituciones públicas como la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), la Universidad Autónoma de Chiapas (UNACH), la Universidad Intercultural de Chiapas (UNICH), e inclusive una sede regional de algunos programas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Los 15 capítulos que componen este volumen: E*studios sobre la conservación y aprovechamiento sustentable de la biodiversidad tropical del sursureste mexicano*, constituyen una pequeña pero relevante muestra de la amplia diversidad temática abordada durante el Congreso, incluyendo estudios acerca del conocimiento biológico y ecológico de especies y grupos florísticos y faunísticos del sur-sureste del país, el reconocimiento de la biodiversidad presente y pasada (fósil) de varias regiones, así como investigaciones con enfoque etnobiológico y paleoecológico, evaluaciones de metabolitos secundarios y otros compuestos fitoquímicos con aplicaciones potenciales para el manejo y la conservación de plantas de importancia medicinal y alimentaria, la prospección de grupos animales con potencial alimenticio (insectos) y de vectores potenciales (murciélagos) de enfermedades humanas y de la fauna silvestre ocasionadas por virus. Todos estos temas cobran relevancia al reconocer que la conservación de la biodiversidad es un proceso complejo e interdisciplinario que busca mantener a largo plazo la diversidad de la vida en los ecosistemas a través del uso sostenible de sus componentes. Y para acercarse a esta meta es indispensable contar con información generada mediante la investigación científica básica y aplicada, y también a través de la recopilación y sistematización del conocimiento empírico de los usuarios de la naturaleza.

Como investigador y profesor en programas de posgrado del sursureste de México durante casi tres décadas, es para mí un honor tener la oportunidad de compartir con ustedes el gran orgullo y satisfacción que me provoca el reconocer que los estudiantes y egresados de los programas de posgrado son hoy los motores que impulsan las acciones para conocer, manejar y conservar la extraordinaria biodiversidad de esta región. Este libro da cuenta de ello.

Dr. Eduardo J. Naranjo
Investigador Titular, El Colegio de la Frontera Sur
Profesor Titular, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Reconocimiento

El Primer Congreso de Posgrados en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales del Sursureste Mexicano fue desarrollado y pensado como un punto de encuentro para los estudiantes y recién egresados de los diferentes posgrados en estos temas. Por este motivo, nuestro agradecimiento y reconocimiento a los autores de los capítulos que integran la presente obra, con especial énfasis en los estudiantes de los posgrados en los temas de biodiversidad y conservación de ecosistemas tropicales, quienes con su dedicación, responsabilidad y esfuerzo plasmaron su labor de investigación en las diferentes ramas de la biología, las cuales cada día recobran mayor importancia en nuestra sociedad.

Asimismo, agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico para la impresión de este libro y el libro de divulgación denominado ***¿Qué y cómo estudiamos las especies que habitan el trópico?***, ambos derivados del I Congreso en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales del Sursureste Mexicano.

Reconocemos ampliamente la revisión de los 30 dictaminadores de los capítulos que consta esta obra, quienes, con su experiencia, tiempo y análisis mejoraron la calidad de los trabajos.

De igual forma agradecemos a la maestra en ciencias María Guadalupe Ramírez Cedillo por su apoyo en la revisión inicial de los capítulos y a la bióloga Cinthia Alejandra Maza Moreno por su apoyo y compromiso en la integración de este libro.

Apreciamos las correcciones de estilo del maestro Luciano Villarreal Rodas y el trabajo de maquetación del maestro Noé Martín Zenteno Ocampo y el ingeniero Salvador López Hernández.

Finalmente, agradecemos a las autoridades de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas por las facilidades y apoyo para la realización del Primer Congreso de Posgrados en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales del Sursureste Mexicano y los trámites administrativos para la impresión de los libros derivados del congreso.

Capítulo 1

Variación vocal de *Turdus assimilis* (Aves: Turdidae) en un paisaje fragmentado de bosque mesófilo de montaña en la sierra de Atoyac, Guerrero, México

Edson A. Alvarez-Alvarez[1]*, R. Carlos Almazán-Núñez[1], Fernando González-García[2]

Resumen

Los cantos son mecanismos importantes en la comunicación y comportamiento de las aves. Las modificaciones antrópicas originan cambios en los hábitats, aspecto que influye en la disminución de la calidad de las señales acústicas. En este estudio, se evaluó el efecto de la estructura del hábitat en caracteres espectro-temporales del canto en machos del mirlo garganta blanca (*Turdus assimilis*) en tres usos del suelo (bosques tardíos, cafetales y potreros) de bosque mesófilo de montaña en la sierra de Atoyac, Guerrero, México. Se realizaron grabaciones focales de *T. assimilis* en 30 puntos de conteo por uso de suelo (90 puntos en total) durante la temporada reproductiva (desde febrero hasta mayo de 2019). Se evaluó el efecto de la estructura de la vegetación en el canto de *T. assimilis* mediante

[1] Facultad de Ciencias Químico-Biológicas, Universidad Autónoma de Guerrero, Chilpancingo de los Bravo, Guerrero, México.
[2] Red Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.
*autor para correspondencia: alvarez.ea@outlook.com

modelos de regresión lineal. Se realizó una clasificación de los sitios de muestreo a partir de las variables espectro-temporales de la especie. Los cafetales presentaron valores más altos de duración del canto, frecuencia pico y mínima, y los potreros mostraron el mayor valor de ancho de banda. La estructura de la vegetación se relacionó negativamente con el ancho de banda y la frecuencia mínima. En los potreros, los valores de las variables espectro-temporales del canto difirieron de los cafetales y bosques tardíos. En general, los resultados mostraron que la estructura vocal de *T. assimilis* es modificada de acuerdo con la calidad del hábitat reflejada en cada uso del suelo, lo que podría tener efectos negativos en la reproducción y disminución de las poblaciones locales. La hipótesis de adaptación acústica explicó parcialmente los patrones acústicos obtenidos, por lo que otros factores además de la estructura de la vegetación, como rasgos morfológicos y factores climáticos, podrían estar influyendo en la variación vocal de *T. assimilis* en estos usos del suelo.

Palabras clave: estructura del hábitat, hipótesis de adaptación acústica, mirlo garganta blanca, usos del suelo.

Introducción

Los cantos se encuentran entre los sonidos más complejos producidos por las aves. Estas señales acústicas son mecanismos importantes en la comunicación y comportamiento de las aves; como defensa territorial, reproducción, alimentación y reconocimiento intraespecífico (Slabbekoorn, 2004; Catchpole y Slater, 2008; Bradbury y Vehrencamp, 2011). La comunicación eficiente para este tipo de comportamientos mejora el proceso reproductivo y la dinámica de las especies (Slabbekoorn, 2004; Catchpole y Slater, 2008). Sin embargo, si las estructuras de las señales acústicas se degradan durante su emisión pueden volverse menos efectivas y no cumplir sus funciones. Por ejemplo, el hecho de no transmitir claramente las vocalizaciones en un hábitat puede tener efectos negativos en la selección sexual o en la defensa del territorio ante un competidor y/o depredador (Catchpole y Slater, 2008). En este sentido,

las características del hábitat como la estructura vertical y horizontal de la vegetación, entre otros factores bióticos y abióticos (Slabbekoorn y Peet, 2003; Brumm y Naguib, 2009; Kirschel *et al.*, 2009; Bradbury y Vehrencamp, 2011), juegan un papel importante en la transmisión y propagación de las señales acústicas, lo que origina variaciones en la estructura vocal (*i.e.*, duración, intensidad y frecuencia) de los individuos (Boncoraglio y Saino, 2007).

La hipótesis de adaptación acústica (HAA) sostiene que los cantos presentan una estructura que favorece una maximización de la transmisión bajo las condiciones ambientales en donde se generan (Morton, 1975; Boncoraglio y Saino, 2007; Mendes *et al.*, 2017). Específicamente, la HAA predice que los hábitats con vegetación densa favorecen la transmisión de señales acústicas con menor duración, frecuencias bajas y anchos de banda más estrechos; en contraste, los hábitats abiertos favorecen la transmisión de vocalizaciones con mayor duración, frecuencias altas y anchos de banda más amplios (Morton, 1975). Por ejemplo, los hábitats con alta densidad y complejidad vegetal como los bosques en sucesión avanzada tienden a producir mayores tasas de reverberaciones (*i.e.*, persistencia del sonido después de que la señalización ha cesado), atenuaciones (*i.e.*, disminución de la intensidad de la señal) y degradaciones acústicas (i.e., cambios estructurales que la señal acumula a cierta distancia; Slabbekoorn, 2004; Boncoraglio y Saino, 2007; Graham *et al.*, 2016). Esto origina cambios temporales y espectrales en el sonido, como notas más cortas y de menor frecuencia que, además, reducen la transferencia de información entre el emisor y receptor (Fotheringham *et al.*, 1997; Boncoraglio y Saino, 2007). No obstante, los individuos particularmente adultos, pueden maximizar su comunicación ajustando sus vocalizaciones a las características del ecosistema.

En particular, las aves que viven en el sotobosque emiten cantos de baja frecuencia para minimizar la atenuación y emiten notas más largas para evitar la reverberación (Nemeth y Winkler, 2001; Seddon, 2005). En contraste, en el dosel la atenuación y reverberación son menos fuertes, por lo que los cantos de las aves tienden a ser de mayor frecuencia con notas más cortas (Nemeth y Winkler, 2001; Seddon, 2005). Por

otro lado, en áreas abiertas donde hay menor cantidad de superficies reflectoras y mayor número de fluctuaciones ambientales (i.e., mayor turbulencia de aire, mayor temperatura), se favorece la transmisión de señales acústicas con mayor amplitud, originando notas más largas y de mayor frecuencia (Blumstein y Turner, 2005; Derryberry, 2009; Ey y Fischer, 2009; Bueno-Enciso *et al*., 2016; Job *et al*., 2016; Billings, 2018). Por lo tanto, estudiar los efectos de la estructura del hábitat en la variación vocal de las aves, es esencial para comprender el impacto de las perturbaciones en el comportamiento vocal (Boncoraglio y Saino, 2007), aspectos que repercuten en la conservación de las especies (Kight *et al*., 2012; Graham *et al*., 2016).

La rápida transformación de paisajes naturales en áreas antrópicas (*e.g*., áreas urbanas, agrícolas y potreros de uso ganadero) han modificado la estructura original de la vegetación y, como consecuencia, se han desarrollado distintos entornos de comunicación vocal, donde las señales acústicas tienden a perder calidad cuando cambian las condiciones del hábitat (Boncoraglio y Saino, 2007). Particularmente, los bosques mesófilos de montaña en la Sierra Madre del Sur han sido fuertemente afectados por diversas actividades antropogénicas que han originado paisajes con distintos niveles de perturbación y sucesión secundaria (Almazán-Núñez *et al*., 2016; Alvarez-Alvarez *et al*., 2020). Estos cambios pueden modificar la estructura vocal de las aves y, a su vez, originar efectos negativos en su comunicación y comportamiento reproductivo, poniendo en riesgo la dinámica de las poblaciones locales. En este estudio, se evaluó el efecto de la estructura del hábitat en tres usos del suelo de bosque mesófilo de montaña en los caracteres espectro-temporales del canto en machos adultos del mirlo garganta blanca (*Turdus assimilis*), una especie ampliamente distribuida en los bosques templados húmedos del Neotrópico (Núñez-Zapata *et al*., 2016; del Hoyo *et al*., 2019). Se estudiaron tres usos del suelo durante la temporada reproductiva (febrero a mayo 2019): *1)* bosques sin manejo con plantaciones de café abandonadas (en adelante "bosques tardíos"), 2) bosques con manejo asociado a huertas de café vigentes (en adelante "cafetales") y, 3) sitios altamente per-

turbados (de aquí en adelante "potreros"). Primero, predecimos que el canto de *T. assimilis* tendría menor duración, frecuencias (mínima, máxima y pico) más bajas y anchos de banda más estrechos en los cafetales y bosques tardíos comparado con los potreros, debido a que en hábitats con vegetación densa se favorece la transmisión de señales acústicas con menor amplitud, originando notas más cortas y de menor frecuencia. Segundo, predecimos que la estructura y composición de la vegetación influirían en las variables espectro-temporales del canto de *T. assimilis* en los tres usos del suelo.

Específicamente, este trabajo aporta información sobre los efectos del cambio en el uso del suelo en rasgos vocales del mirlo garganta blanca. No obstante, dado que los cambios en el uso del suelo son una constante a lo largo del Neotrópico, la información aquí plasmada puede ser un reflejo de lo que las modificaciones antropogénicas pudieran estar generando en la comunicación vocal y comportamiento de otras poblaciones de aves en Mesoamérica.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en las localidades de Río Verde, El Paraíso y Nueva Delhi pertenecientes al municipio de Atoyac de Álvarez en la provincia biótica de la Sierra Madre del Sur del estado de Guerrero, en el suroeste de México (368 000–374 000 N; 191 2000–192 8000 O; figura 1). La altitud promedio del área de estudio es de 1 150 m s.n.m. El principal tipo de vegetación es bosque mesófilo de montaña con distintos regímenes de uso de suelo. También es posible encontrar fragmentos de selva mediana subcaducifolia y bosques de pino y encino. El clima es cálido subhúmedo (Río Verde y El Paraíso) y templado semicálido (Nueva Delhi) con una temperatura media anual de 20-24 °C y una precipitación promedio de 1 500-2 000 mm (INEGI, 2010).

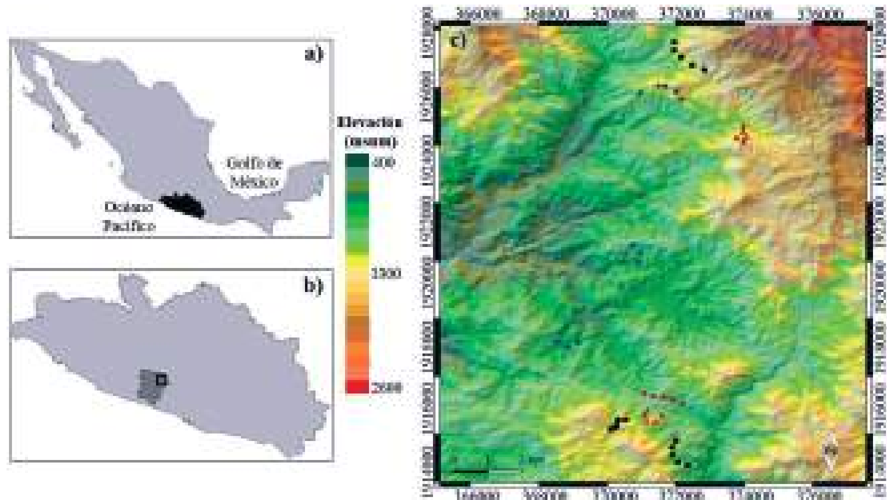


Figura 1. a) Ubicación del estado de Guerrero en el suroeste de México, b) del área de estudio en el municipio de Atoyac de Álvarez del estado de Guerrero y c) puntos de conteo de grabación de *Turdus assimilis* en tres usos de suelo de bosque mesófilo de montaña: potreros (rombos azules), cafetales (triángulos rojos), bosques tardíos (círculos negros).

Sitios de muestreo

Se estudiaron tres usos de suelo de bosque mesófilo de montaña con diferencias en la estructura de su vegetación y manejo en el uso del suelo: 1) bosques tardíos, los cuales presentan un dosel cerrado y denso. Estos sitios fueron ocupados para plantaciones de café de sombra *(Coffea arabica)* que se abandonaron hace más de 35 años, por lo que el estrato herbáceo y arbustivo se regeneró. El estrato arbóreo está compuesto principalmente por *Alchornea latifolia*, *Pinus chiapensis*, *P. maximinoi*, *Pouteria campechiana*, *Quercus crispifolia*, *Cecropia obtusifolia*, *Calophyllum brasiliense*, *Clethra fragans*, *Inga sapindoides*, *Ocotea candidovillosa* y *Zinowiewia concinna;* el estrato arbustivo por *Chrysophyllum mexicanum*, *Clusia salvinii* y *Drimys granadensis* (Alvarez-Alvarez *et al*., 2021). 2) Cafetales, en los cuales se mantiene el estrato arbóreo, pero los estratos arbustivo y herbáceo se sustituyeron por plantaciones de café de sombra *(C. ara-*

bica) que se encuentran activas desde hace aproximadamente 10 años. Se encuentran especies como *P. maximinoi*, *A. latifolia*, *I. vera*, *Q. crispifolia*, *Saurauia serrata*, *Trema micrantha*, *C. fragans*, *Miconia minutiflora*, *M. mirabilis*, *Musa paradisiaca*, *Ocotea chiapensis* y *Topobea maurofernandeziana.* Ambos usos de suelo (bosques y cafetales) presentan una orografía accidentada con pendientes mayores a 45° y una altitud promedio de 1 200 m s.n.m. (Alvarez-Alvarez *et al.*, 2021). 3) Potreros, presentan vegetación dispersa con grandes superficies desprovistas de vegetación por la tala selectiva de especies y/o con gramíneas con suelos erosionados, además de que ciertas superficies presentan suelos compactados por la intensa actividad pecuaria. Las especies arbóreas generalmente observadas en los potreros son *Chromolaena odorata*, *Gliricidia sepium*, *Myrsine juergensenii*, *Populus simaroa* y *Q. splendens.* También se pueden encontrar algunos elementos arbustivos, como *Annona muricata*, *Conostegia xalapensis*, *Gonzalagunia panamensis* y *Citrus spp.* La orografía en estos sitios es menos accidentada con una altitud promedio de 1 000 m s.n.m. (Alvarez-Alvarez *et al.*, 2021). Se seleccionaron estos tres usos del suelo debido a que el bosque mesófilo de montaña de la región está asociado principalmente a plantaciones de café de sombra, o ha sido desprovisto de vegetación para el uso del ganado (Alvarez-Alvarez *et al.*, 2021). Los fragmentos de bosque primario cubren extensiones muy reducidas y están ubicados en laderas poco accesibles, por lo que no se consideró este uso de suelo.

Muestreo de vegetación

Para analizar la estructura y composición de la vegetación en los tres usos del suelo, se delimitaron parcelas en las que se censaron y midieron los árboles y arbustos con diámetro a la altura del pecho (DAP ≥ 15 cm). Se estimó la cobertura foliar de cada planta (Muller-Dombois y Ellenberg, 1974). Se midió la altura de las plantas, y se agrupó en intervalos de 2 m (Alvarez-Alvarez *et al.* (2021). Se calculó la diversidad de estratos foliares (DEF) con el índice de Shannon-Wiener (Montaña y Ezcurra, 1980). Se estimó la densidad de plantas. Las variables obtenidas en cada uso del suelo fueron: 1) riqueza de árboles y arbustos, 2) abundancia de árboles y arbustos, 3) cobertura de la vegetación (m^2), 3)

diversidad de estratos foliares (H'), 4) densidad de plantas (ind*ha^{-1}) y, 5) altura de plantas (m). Información más detallada sobre los análisis de la vegetación en estos usos del suelo son descritos en Alvarez-Alvarez *et al*. (2021).

Especie de estudio

El mirlo garganta blanca (*Turdus assimilis*; Berlanga *et al*., 2019) es un ave residente del grupo de las oscinas, miembro de la familia Turdidae (Passeriformes), con presencia en los bosques templados húmedos de las zonas montañosas de ambas vertientes de México, desde el sur de Sonora hasta el centro del país, y desde el sur de Tamaulipas hasta el sur y suroeste de México, El Salvador y Nicaragua (Howell y Webb, 1995).

Ambos sexos son similares, la parte superior de la cabeza y dorso son marrón grisáceo, garganta blanca con pequeñas franjas oscuras, vientre café claro, pico amarillento en la base y patas gris-amarillento (Howell y Webb, 1995). *T. assimilis* se alimenta principalmente de insectos y frutos en los estratos medio y dosel de la vegetación, pero también suele visitar el sotobosque (Howell y Webb, 1995; del Hoyo *et al*., 2019; Collar *et al*., 2020).

La especie es generalista de hábitat, aunque su distribución ecológica se asocia principalmente con bosques primarios, pero también suele ser relativamente abundante en bordes de bosque, bosques en regeneración, vegetación secundaria y áreas antropizadas, como potreros y cultivos agroforestales (i.e., plantaciones de café de sombra; Howell y Webb, 1995; del Hoyo *et al*., 2019; Collar *et al*., 2020).

La actividad vocal en machos de *T. assimilis* es mayor durante la temporada reproductiva (abril a julio; Collar *et al*., 2020). En general, además de los llamados, *T. assimilis* presenta dos tipos de cantos: uno es similar al canto de *T. migratorius* y, el otro, suele ser estruendoso, complejo y melodioso, cuyo tono es parecido al canto de los mímidos (Mimidae, Passeriformes), pero las notas cambian eventualmente y suelen ser repetidas de dos a tres veces (del Hoyo *et al*., 2019). El rango de las notas se encuentra entre 1.5 y 3.5 kHz (del Hoyo *et al*., 2019; figura 2).

Además, el canto de *T. assimilis* incluye dos categorías de sílabas: sílabas suaves y sílabas de transmisión (silbidos o whistles), las cuales son empleadas con mayor frecuencia en el canto (Vargas-Castro *et al.*, 2017).

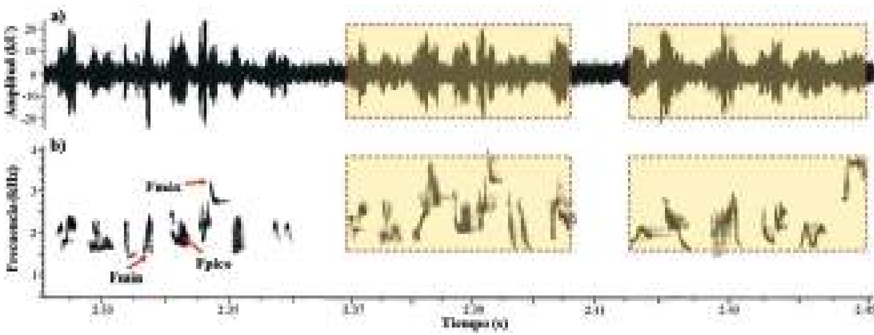


Figura 2. a) Oscilograma y *b*) espectrograma que muestran las variables espectro-temporales de *Turdus assimilis* que se incluyeron en este estudio. El cuadro punteado indica cómo se midió la duración de los cantos usando el software Raven.

Grabación y medición de variables de los cantos

Se realizaron grabaciones focales en machos de *T. assimilis* en los tres usos del suelo de bosque mesófilo de montaña (bosques tardíos, cafetales y potreros). Las grabaciones se llevaron a cabo en horarios matutinos (desde 6:00 hasta 10:00 h) y vespertinos (desde 15:00 hasta 18:00 h) durante la temporada reproductiva (desde febrero hasta mayo de 2019), cuando esta especie es vocalmente más activa (Collar *et al.*, 2020). Las grabaciones de los cantos se obtuvieron mediante recorridos en 30 puntos de conteo por uso del suelo (90 puntos en total), y se realizaron aproximadamente cada 300 m para minimizar la posibilidad de grabar al mismo individuo más de una vez. Las grabaciones solo se realizaron por la misma persona (EAA-A) para disminuir el sesgo en las grabaciones de los cantos. Las grabaciones focales se hicieron a una distancia entre 10-25 m, con una tasa de muestreo de 44.1 kHz y una resolución de 16 bits, utilizando una grabadora digital Tascam modelo DR-40, audífonos, un micrófono omnidireccional y

una parábola de 23" marca Ornitronik. Las grabaciones focales siguieron las especificaciones utilizadas por estudios previos (*i.e.*, Ralph *et al*., 1993; Abrahams, 2018).

Para el análisis acústico solo se eligieron aquellos cantos que tuvieron la relación señal-ruido más alta. Se obtuvieron 45 cantos en potreros, 45 en cafetales y 25 en bosques tardíos. Las grabaciones fueron depositadas en la Biblioteca de Sonidos Naturales del Laboratorio Integral de Fauna Silvestre (BISON-LIFAS) de la Universidad Autónoma de Guerrero. Se analizó la duración del canto (Dcanto, comienzo de la primera nota hasta el final de la última nota), frecuencia máxima (Fmax, frecuencia más alta en el canto), frecuencia mínima (Fmin, frecuencia más baja en el canto), frecuencia pico (Fpico, frecuencia con la mayor energía en el canto) y ancho de banda (Abanda, diferencia entre la Fmax y Fmin, Catchpole y Slater, 2008; figura 2). El intervalo de tiempo entre cantos se usó como criterio principal para delimitar la duración de los cantos en cada grabación. Se seleccionaron estas variables porque tienen predicciones exclusivas según la HAA. La Fmax, Fmin y Fpico se midieron de acuerdo con el método del umbral basado en el espectro de poder, usando una ventana Hann con una longitud de 512 y superposición del 50% en Raven Pro1.5 (Bioacoustics Research Program, 2014). Se utilizó un umbral de −30 dB en relación con la amplitud máxima de cada canto. Este método del umbral disminuye el sesgo que pueden causar las mediciones manuales de las variables acústicas (Podos, 1997; Ríos-Chelén *et al*., 2017).

Análisis de datos

Estructura y composición de la vegetación. Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para sintetizar las ocho variables de estructura y composición de la vegetación, utilizando la rotación varimax para redistribuir la varianza de los factores (Jolliffe, 2002). Previo a este análisis, las variables de estructura y composición fueron estandarizadas a log (x+1).

Análisis de las variables espectro-temporales. Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de un factor con comparaciones a posteriori de Tukey HSD para evaluar la existencia de diferencias significativas

entre los promedios de las variables espectro-temporales entre los usos del suelo. Previo a este análisis, las variables fueron estandarizadas a log (x+1) para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianzas. En todos los promedios se obtuvo el error estándar (±). Estos análisis se realizaron en el programa SPSS 20.0 (SPSS, 2011).

Se llevaron a cabo modelos de regresión lineal simple para evaluar el efecto de las variables de estructura y composición de la vegetación respecto a las variables espectro-temporales del canto de *T. assimilis* con el paquete stats en R 3.4.1 (R Development Core Team, 2017). Para este análisis, se usaron los componentes principales (CPs) de las variables de estructura y composición de la vegetación. Se realizó una clasificación de los sitios de muestreo a partir de las variables espectro-temporales del canto de *T. assimilis* utilizando el método de grupos de pares no ponderados (UPGMA) y la distancia Euclídeana en el programa MVSP 3.22 (Kovach, 2019).

Resultados

Estructura y composición de la vegetación

El análisis de componentes principales resumió las variables a escala local en tres componentes que explican el 92% de la varianza acumulada (cuadro 1). El primer componente explicó el 65% de la varianza y está correlacionado con variables que describen principalmente la composición de la vegetación. El segundo componente explicó el 17% de la varianza (82% de la varianza acumulada) y está correlacionado con variables que resumen la estructura de la vegetación como cobertura foliar y diversidad de estratos foliares de los tres usos de suelo. El tercer componente explicó el 10% de la varianza (92% de la varianza acumulada) y está representado por variables de densidad de plantas (cuadro 1).

Variables espectro-temporales del canto entre usos del suelo

Los cafetales y bosques tardíos presentaron los valores más altos de duración del canto (6.73 ± 1.39 s; ANOVA: $F_{2,135}$= 29.3, P< 0.001) en com-

paración con los potreros. Los cafetales también tuvieron los valores más altos de frecuencia pico (2 184.97 ± 3.42 Hz; ANOVA: $F_{2, 135}$= 5.08, P< 0.01) y frecuencia mínima (1 745.11 ± 4.37 Hz; ANOVA: $F_{2, 135}$= 46.5, P< 0.001) en comparación con los bosques tardíos y potreros (Tukey P< 0.05; figura 3). Asimismo, los cafetales presentaron una tendencia de mayor promedio de frecuencia máxima (2 260.37 ± 3.37 Hz), pero este valor no fue significativamente diferente entre los usos de suelo (Tukey P> 0.05; figura 3). Los potreros mostraron el mayor promedio de ancho de banda (1 745.11 ± 4.37 Hz; ANOVA: $F_{2, 135}$= 18.02, P< 0.001) en comparación con los cafetales y bosques tardíos (Tukey P< 0.05; figura 3).

Cuadro 1. Valores de ordenación de tres componentes principales (CP) para variables de la estructura y composición de la vegetación en tres usos de suelo de bosque mesófilo de montaña en el suroeste de México. Las correlaciones significativas se muestran con P≤ 0.05 (*), P≤ 0.01 (**), P≤ 0.001 (***).

	CP1	CP2	CP3
Variables de composición			
Riqueza de árboles	0.86**	0.10	0.38
Riqueza de arbustos	0.73*	0.44	0.30
Abundancia de árboles	0.78*	0.47	0.21
Abundancia de arbustos	0.16	-0.06	0.97***
Variables de estructura			
Cobertura foliar (m^2)	0.26	0.92***	0.07
Diversidad de estratos foliares (H’)	0.43	0.88**	0.12
Densidad de plantas (ind*ha^{-1})	0.26	0.41	0.81**
Altura de plantas (m)	0.86**	0.38	0.01
Eigenvalores	5	1	0.8
Varianza explicada (%)	65	17	10
Varianza acumulada (%)	65	82	92

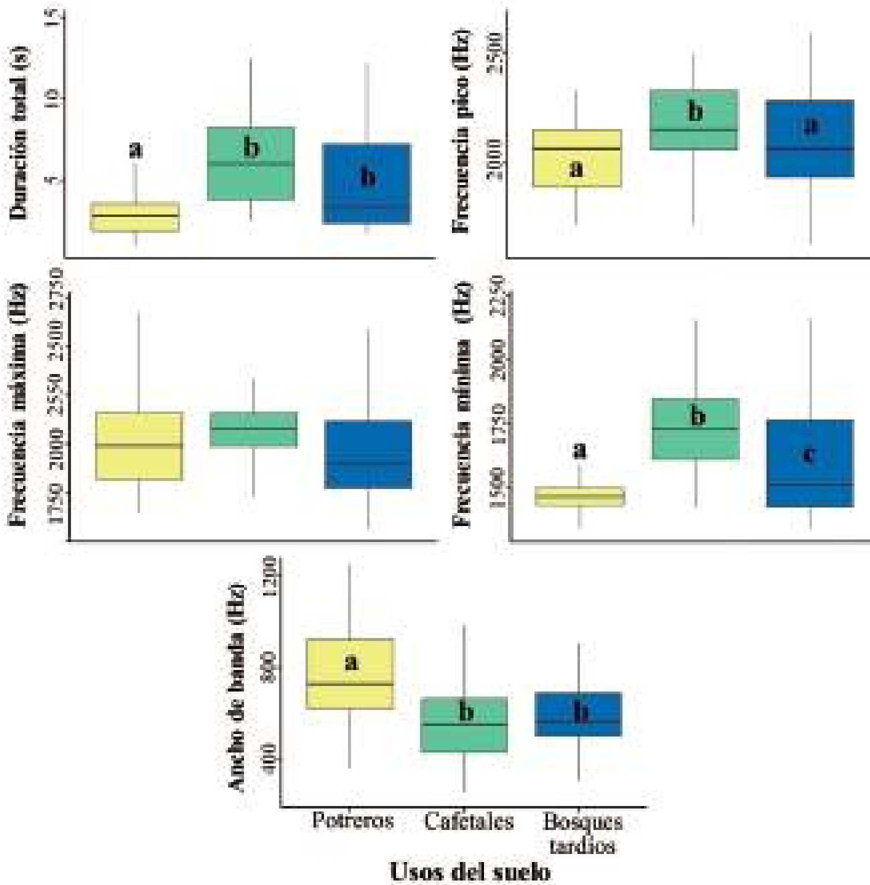


Figura 3. Valores promedio de las variables espectro-temporales (± EE) del canto de *Turdus assimilis* en tres usos de suelo de bosque mesófilo de montaña en el suroeste de México. Letras diferentes denotan diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey HSD ($P < 0.05$).

El ancho de banda y la frecuencia mínima presentaron una relación negativa respecto a la complejidad de la vegetación (componente principal 1; $R^2 = 0.84$, $P = 0.002$) y la densidad de plantas y abundancia de arbustos (componente principal 3; $R^2 = 0.5$, $P = 0.05$), respectivamente (figura 4a-b).

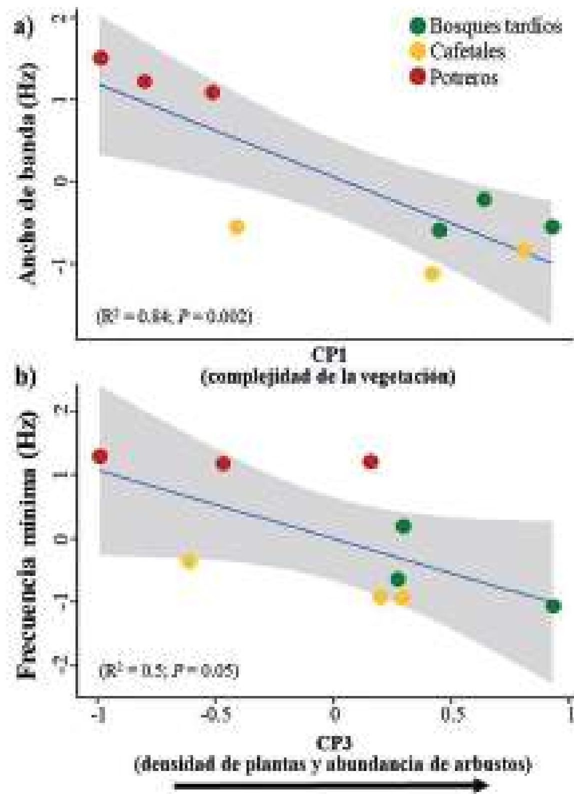


Figura 4. Relaciones entre variables espectrales del canto de *Turdus assimilis* respecto a los Componentes Principales que resumen a) la composición y estructura de la vegetación y b) la densidad de plantas en tres usos de suelo de bosque mesófilo de montaña en el suroeste de México.

Los valores de las variables espectro-temporales del canto de *T. assimilis* obtenidos en los potreros difirieron de los cafetales y bosques (figura 5). El análisis de clasificación entre los sitios conformó cuatro grupos. El primero está compuesto por dos cafetales y un bosque, el segundo grupo por un bosque, el tercer grupo por un bosque y un cafetal, y el cuarto grupo lo conforman los tres potreros (figura 5).

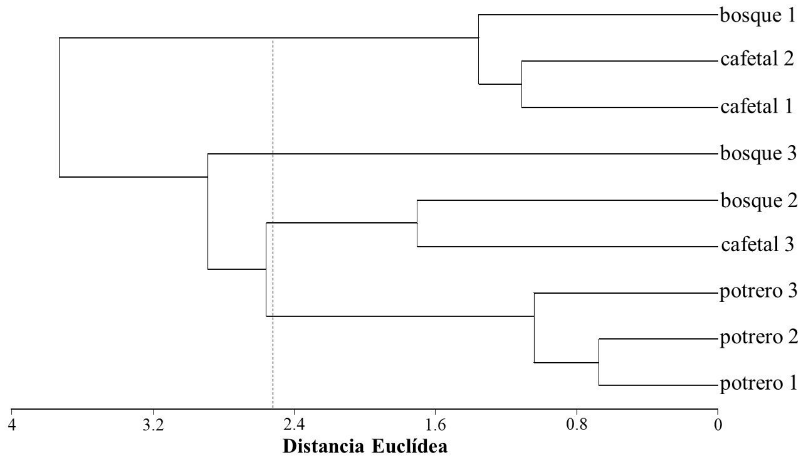


Figura 5. Clasificación de tres usos del suelo de bosque mesófilo de montaña en el suroeste de México, basado en las variables espectro-temporales del canto de *Turdus assimilis*. La línea punteada representa el nivel de corte (66.7%) sugerido por Sánchez y López (1988).

Discusión

Los resultados mostraron que *Turdus assimilis* emite cantos con mayor duración y frecuencia mínima y frecuencia pico más altos en bosques tardíos y cafetales, mientras que en los potreros emite cantos con anchos de banda más amplios. Este último resultado apoya la hipótesis de adaptación acústica (HAA), la cual predice que las señales acústicas tienen anchos de banda más amplios en hábitats abiertos (Morton, 1975; Tubaro y Lijtmaer, 2006, Ey y Fisher, 2009; Saunders y Slotow, 2009). Si bien las características acústicas en áreas abiertas son influenciadas por fluctuaciones ambientales (*e.g.*, mayor turbulencia del aire; Bradbury y Vehrencamp, 2011), el ancho de banda en los potreros puede ser explicado por su vegetación menos compleja en comparación con los cafetales y bosques tardíos (Alvarez-Alvarez *et al.*, 2021).

Esta condición del hábitat en los potreros permitió muy probablemente que el ancho de banda fuera transmitido con mayor efectividad, debido a una menor proporción de superficies reflectoras (Tubaro y Lijtmaer, 2006; Boncoraglio y Saino, 2007). Por otro lado, la estructura del hábitat puede influir en la transmisión de señales acústicas (Bradbury y

Vehrencamp, 2011). Por ejemplo, la composición (CP1, riqueza y abundancia de plantas) y algunas variables relacionadas con la abundancia y densidad de plantas (CP3, densidad de plantas) fueron las únicas variables del hábitat que afectaron significativamente el ancho de banda y frecuencia mínima del canto de *Turdus assimilis*, respectivamente. En particular, en paisajes con mayor composición y estructura vegetal como en las plantaciones de café y los bosques tardíos en el área de estudio (Alvarez-Alvarez et *al*., 2021), la atenuación y reverberación de las señales acústicas son más fuertes en relación con áreas desprovistas de vegetación como los potreros. Esto puede ser explicado por el hecho de que en los bosques tardíos y cafetales hay varias superficies reflectoras como hojas, ramas y troncos que absorben y/o reflejan las características espectrales del canto a medida que se transmiten en el ambiente (González-Zamora *et al*., 2016; Alvarez-Alvarez *et al*., 2021). Esta degradación conduce a una disminución de la energía en el sonido (Manthevon *et al*., 2004; Slabbekoorn, 2004) y, finalmente, a cantos con frecuencias y anchos de banda más cortos (Boncoraglio y Saino, 2007; Ey y Fisher, 2009; Saunders y Slotow, 2009; Job *et al*., 2016). Además, la estructura de la vegetación en ambos usos del suelo también provoca reflejos del sonido (*i.e.*, ecos o "reverberaciones") en el canto, lo cual origina variaciones irregulares en las características espectrales y temporales (Slabbekoorn, 2004; Catchpole y Slater, 2008). Estas variaciones pueden modificar completamente la estructura del canto y originar efectos negativos en su comunicación y comportamiento reproductivo, poniendo en riesgo la estabilidad y dinámica de las poblaciones locales de aves.

En general, nuestros resultados difirieron de otros estudios en los cuales se ha demostrado que las aves asociadas principalmente a bosques primarios suelen emitir cantos más cortos y con notas de menor frecuencia, como consecuencia de la densidad del follaje (Morton, 1975; Nemeth y Winkler, 2001; Seddon, 2005; Jain y Balakrishnan, 2011; Bueno-Enciso *et al*., 2016). No obstante, los resultados obtenidos no fueron inesperados, ya que este estudio mostró que no todos los caracteres espectro-temporales son afectados por la estructura del hábitat, como ha sido observado en trabajos previos (*e.g.*, Derryberry, 2009; Mason y Burns, 2015; Billings, 2018). En particular, no se encontró alguna rela-

ción entre la duración del canto, frecuencia máxima y frecuencia pico respecto a la composición y estructura de la vegetación, por lo que al parecer la variación de los caracteres vocales de *T. assimilis* puede depender de otros factores (Boncoraglio y Saino, 2007; Saunders y Slotow, 2009). Por ejemplo, la variación en la estructura vocal generalmente es influenciada por rasgos morfológicos (i.e., morfología del pico, tamaño corporal), conductuales (*e.g.*, selección sexual), factores climáticos como temperatura, humedad y precipitación, e incluso el ruido ambiental que, si bien no fueron evaluados en este estudio, pueden desempeñar un papel importante en la variación de la estructura vocal de las poblaciones de aves (Irwin, 2000; Saunders y Slotow, 2009; Medina y Francis, 2012; Mason y Burns, 2015; Billings, 2018).

Por otro lado, el análisis de clasificación mostró que los cantos de *Turdus assimilis* en los potreros variaron de forma importante en comparación con los emitidos en bosques tardíos y cafetales. Estas diferencias se deben principalmente a la estructura espectro temporal que presentaron los cantos de *T. assimilis* en los tres usos del suelo. Como se mencionó anteriormente, los cantos en bosques tardíos y cafetales tuvieron mayor duración, pero las frecuencias pico y mínima fueron mayores en potreros, lo cual originó que este uso del suelo difiriera en relación con los bosques tardíos y cafetales. Otro factor que influyó en la diferenciación vocal entre usos del suelo fue que *T. assimilis* es una especie generalista que puede encontrarse en una gama relativamente amplia de hábitats (Howell y Webb, 1995; del Hoyo *et al.*, 2019), por lo que su plasticidad y/o capacidad de adaptación le podría permitir realizar algún ajuste vocal en entornos acústicos complejos (Vargas-Castro *et al.*, 2017). En este sentido, hay evidencia que demuestra que algunas especies de aves tienden a ajustar sus vocalizaciones, como estrategia para enfrentar las diferentes condiciones ecológicas (Brumm, 2004; Bermúdez-Cuamatzin *et al.*, 2009, 2011; Nemeth y Brumm, 2009).

Conclusiones

Nuestro estudio mostró que la hipótesis de adaptación acústica (HAA) explicó parcialmente los patrones acústicos observados en *Turdus as-*

similis. Específicamente, la estructura temporal (duración del canto) y espectral (frecuencias mínima y pico) de *T. assimilis* fueron mayores en bosques tardíos y cafetales. Este resultado no es consistente con las predicciones de la HAA, la cual sostiene que los hábitats con vegetación densa favorecen la transmisión de señales acústicas con menor duración, frecuencias bajas y anchos de banda más estrechos. Así, otros factores como rasgos morfológicos, factores climáticos o ruido ambiental pueden ser más importantes que la estructura de la vegetación en la variación vocal de *T. assimilis* en el área de estudio.

Por otro lado, en los potreros, *T. assimilis* presentó cantos con anchos de banda más amplios, resultado consistente con la HAA, la cual predice que, en hábitats abiertos, las vocalizaciones presentan mayor duración, frecuencias altas y anchos de banda más amplios. En general, los resultados mostraron que la alteración de la estructura vocal en *T. assimilis* podría repercutir en su comunicación, con posibles efectos negativos en el proceso reproductivo y estabilidad de sus poblaciones locales. No obstante, es necesario un mayor esfuerzo de investigación donde se involucren otros factores, como rasgos morfológicos, factores climáticos, ruido ambiental y tamaño de muestra (*i.e.*, número igual de vocalizaciones entre sitios), que potencialmente influyan y/o expliquen la variación vocal de las poblaciones de *T. assimilis* en bosques mesófilos de montaña transformados.

Agradecimientos

El primer autor agradece al CONACYT y a la American Bird Conservancy por el financiamiento para esta investigación (#858464, # 1917D), así como al Área de Ornitología del Laboratorio Integral de Fauna Silvestre (UAGro) por su ayuda en el trabajo de campo.

Referencias documentales

Abrahams, C. 2018. Bird bioacoustic surveys–developing a standard protocol. *Inpractice* 102: 20–23.

Almazán-Núñez, R.C., Corcuera, P., Parra-Juárez, L., Jiménez-Hernández, J., Charre, G.M. 2016. Changes in structure and diversity of woody plants in a secondary mixed pine-oak in the Sierra Madre del Sur of Mexico. *Forest* 7(4): 90.

Alvarez-Alvarez, E. A., Almazán-Núñez, R.C., González-García, F., Brito-Millán, M., Méndez-Bahena, A., García-Ibáñez, S. 2021. Shade coffee plantations maintain woody plant diversity and structure in a cloud forest landscape of southern Mexico. *Journal of Forestry Research* 31: 637–648.

Berlanga, H., Gómez de Silva, H., Vargas-Canales, V.M., Rodríguez-Contreras, V., Sánchez-González, L.A., Ortega-Álvarez, R. Calderón-Parra, R. 2019. Aves de México: lista actualizada de especies y nombres comunes. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Bermúdez-Cuamatzin, E., García, C.M, Ríos-Chelén, A.A., Gil, D. 2009. Strategies of song adaptation to urban noise in the house finch: syllable pitch plasticity or differential syllable use? *Behaviour* 146(9): 1269–1286.

Bermúdez-Cuamatzin, E., Ríos-Chelén, A.A., Gil, D., García, C.M. 2011. Experimental evidence for real-time song frequency shift in response to urban noise in a passerine bird. *Biology Letters* 7: 36–38.

Billings, A.C. 2018. The low-frequency acoustic structure of mobbing calls differs across habitat types in three passerine families. *Animal Behaviour* 138: 39–49.

Blumstein, D.T., Turner, A.C. 2005. Can the acoustic adaptation hypothesis predict the structure of Australian birdsong? *Acta Ethologica* 15: 35–44.

Boncoraglio, G., Saino, N. 2007. Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21(1): 134–142.

Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L. 2011. Principles of animal communication. Sinauer Associates Inc, Sunderland.

Brumm, H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73(3): 434–440.

Brumm, H., Naguib, M. 2009. Environmental acoustics and the evolution of bird song. *Advances in the Study of Behavior* 40: 1–33.

Bueno-Enciso, J., Ferrer, E.S., Barrientos, R., Sanz, J.J. 2016. Habitat structure influences the song characteristics within a population of Great Tits Parus major. *Bird Song* 63: 359–368.

Catchpole, C.K., Slater, P.J.B. 2008. Bird song, biological themes and variation. Cambridge University Press, Cambridge.

Collar, N., del Hoyo, J., Marks, J.S., Kirwan, G.M. 2020. White-throated Thrush (*Turdus assimilis*). En: Billerman, S.M., Keeney, B.K., Rodewald, P.G., Schulenberg, T.S. (Eds.) Birds of the world. Versión 1.0. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York.

del Hoyo, J., Collar, N., Marks, J.S. 2019. White-throated Thrush (*Turdus assimilis*). En: del Hoyo, J., Elliott, A. Sargatal, J., Christie, D.A., de Juana, E. (Eds.) Handbook of the Birds of the World alive. Lynx Edicions, Barcelona. https://www.hbw.com/node/1344021 (consultado el 05 de diciembre de 2019).

Derryberry, E.P. 2009. Ecology shapes birdsong evolution: variation in morphology and habitat explains variation in white-crowned sparrow song. *The American Naturalist* 174(1): 24–33.

Ey, E., Fischer, J. 2009. The “acoustic adaptation hypothesis”: a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics* 19: 21–48.

Fotheringham, J.R., Martin, P.R., Ratcliffe, L. 1997. Song transmission and auditory perception of distance in wood warblers (Parulinae). *Animal Behaviour* 53(6): 1271–1285.

González-Zamora, A., Esperón-Rodríguez, M., Barradas, V.L. 2016. Mountain cloud forest and grown-shade coffee plantations: a comparison of tree biodiversity in central Veracruz, Mexico. *Forest Systems* 25(1): e055.

Graham, B.A., Sandoval, L., Dabelsteen, T., Mennill, D.J. 2016. A test of the Acoustic Adaptation Hypothesis in three types of tropical forest: degradation of male and female Rufous-and white Wren songs. *Bioacoustics* 26(1): 37–61.

Howell, S.N.G., Webb, S. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, New York.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2010. Página electrónica institucional. Consultado el 10 de diciembre de 2019 en www.inegi.org.mx

Irwin, D.E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution* 54(3): 998–1010.

Jain, M., Balakrishnan, R. 2011. Does acoustic adaptation drive vertical stratification? A test in a tropical cricket assemblage. *Behavioral Ecology* 23: 343–354.

Job, J.R., Kohler, S.L., Gill, S.A. 2016. Song adjustments by an open habitat bird to anthropogenic noise, urban structure, and vegetation. *Behavioral Ecology* 27(6): 1734–1744.

Jolliffe, I.T. 2002. Principal Component Analysis. *Encyclopedia of Statistics in Behavioral Science* 30(3): 487.

Kight, C.R., Hinders, M.K., Swaddle, J.P. 2012. Acoustic space is affected by anthropogenic habitat features: implications for avian vocal communications. *Ornithological Monographs* 74: 47–62.

Kirschel, A.N.G., Blumstein, D.T., Cohen, R.E., Buermann, W., Smith, T.B., Slabbekoorn, H. 2009. Birdsong tuned to the environment: green hylia song varies with elevation, tree cover, and noise. *Behavioral Ecology* 20(5): 1089–1095.

Kovach, W.L. 2019. MVSP: a multivariate statistical package for Windows. Version 3.22. Kovach Computing Services, Wales.

Mason, N.A., Burns, K. J. 2015. The effect of habitat and body size on the evolution of vocal displays in Thraupidae (tanagers), the largest family of songbirds. *Biological Journal of the Linnean Society* 114(3): 538–551.

Manthevon, N., Aubin, T., Dabelsteey, T., Vielliar, J.M.E. 2004. Are communication activities shaped by environmental constraints in reverberating and absorbing forest habitats? *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 76(2): 259–263.

Medina, I., Francis, C.D. 2012. Environmental variability and acoustic signals: a multi-level approach in songbirds. *Biology Letters* 8(6): 928–931.

Mendes, S., Colino-Rabanal, V.J., Peris, S. J. 2017. Adaptación acústica del canto de *Turdus leucomelas* (Passeriformes: Turdidae) a diferentes niveles de ruido antrópico, en el área metropolitana de Belém, Pará, Brasil. *Revista de Biología Tropical* 65(2): 633–642.

Montaña, C., Ezcurra, E. 1980. Simple instrument for quick measurement of crown projections. *Journal of Forestry* 78: 699.

Morton, E.S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109: 17–34.

Muller-Dombois, D., Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, New York.

Nemeth, E., Brumm, H. 2009. Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Animal Behaviour* 78(3): 637–641.

Nemeth, E., Winkler, H. 2001. Differential degradation of antbird songs in a Neotropical rainforest: adaptation to perch height? *The Journal of the Acoustical Society of America* 110(6): 3263–3274.

Núñez-Zapata, J., Peterson, A.T., Navarro-Sigüenza, A.G. 2016. Pleistocene diversification and speciation of White-throated Thrush (*Turdus assimilis*; Aves: Turdidae). *Journal of Ornithology* 157: 1073–1085.

Podos, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution* 51(2): 537e551.

Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martin, T.E., DeSante, D.F. 1993. Handbook of field methods for monitoring landbirds. Department of Agriculture Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Albany, CA.

R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.4.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Ríos-Chelén, A.A., McDonald, A.N., Berger, A., Perry, A.C., Krakauer, A. H., Patricelli, G.L. 2017. Do birds vocalize at higher pitch in noise, or is it a matter of measurement? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71: 29.

Sánchez, O., López, G. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana* 75: 119–145.

Saunders, J., Slotow, R. 2009. The evolution of song structure in southern African birds: an assessment of the acoustic adaptation hypothesis. *Journal of African Ornithology* 75(3): 147–155.

Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in Neotropical suboscine birds. *Evolution* 59(1): 200–215.

Slabbekoorn, H. 2004. Singing in the wild: the ecology of birdsong. En: Marler, P., Slabbekoorn, H. (Eds.) Nature's music: the science of birdsong. Elsevier Academic Press, San Diego, pp. 181–208.

Slabbekoorn, H., Peet, M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424:267.

Tubaro, P.L., Lijtmaer, D.A. 2006. Environmental correlates of song structure in forest grosbeaks and saltators. *Condor* 108(1): 120–129.

Vargas-Castro, L.E., Sandoval, L., Searcy, W.A. 2017. Eavesdropping avoidance and sound propagation: the acoustic structure of soft song. *Animal Behaviour* 134: 113–121.

Capítulo 2

Impacto del manejo de la selva baja caducifolia por los antiguos popolocas (150 a.C.–1500 d.C.) en el Valle de Zapotitlán, Puebla

Laura Camila Suárez-Bello[1*], José Alejandro Zavala-Hurtado[2], Silvia Castillo- Argüero[1], Pedro Luis Valverde-Padilla[2]

Resumen

En la actualidad los seres humanos enfrentamos una crisis ecológica de escala planetaria, como resultado de la transformación de los hábitats y la sobreexplotación de los recursos. A lo largo de la historia de la humanidad, México ha soportado densas poblaciones humanas, cuyas múltiples actividades han modificado el paisaje desde hace milenios. La región Tehuacán constituye un escenario muy peculiar donde la estructuración de los paisajes es el resultado de un ambiente físico fuertemente influenciado por el desarrollo cultural de sus poblaciones humanas. El trabajo tuvo como objetivo evaluar el impacto de asentamientos prehispánicos popolocas sobre la vegetación de la selva baja caducifolia del cerro Cuthá en el Valle de Zapotitlán, en el estado de Puebla.

[1] Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000. Col. Universidad Nacional Autónoma de México. Delegación Coyoacán. C.P. 04510. Ciudad de México, México.
[2] Departamento de Biología. Universidad Autónoma de México-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186. Col. Vicentina. Delegación Iztapalapa. C.P. 09340. Ciudad de México, México.
*Autor para correspondencia:unam.lauracamila@gmail.com.

Se muestrearon 12 transectos correspondientes a tres zonas definidas bajo un gradiente de perturbación antrópica, definido por huellas de los asentamientos popolocas, que van desde restos de construcciones en las zonas más perturbadas o restos de artefactos y herramientas en las zonas de menor perturbación. Se registraron 8 716 individuos de plantas, agrupados en 121 especies y 38 familias. La zona medianamente perturbada presentó la mayor riqueza de especies y resultó ser la más diversa desde el punto de vista taxonómico. Se definieron cinco grupos funcionales y no se encontraron diferencias significativas en los índices estimados entre las distintas zonas. Las variables ambientales registradas no determinaron significativamente las distribuciones de los grupos funcionales. Los patrones de diversidad funcional y taxonómica estimados no coincidieron, posiblemente debido a que la variación funcional no siempre refleja la filogenia de las especies. Este estudio permite comprender cuál ha sido el papel de las sociedades humanas pasadas en la conformación del paisaje y por cuánto tiempo los cambios generados pueden perdurar; lo cual resulta clave para establecer el papel de las sociedades actuales en la conformación de los paisajes futuros.

Palabras clave: conformación de paisaje, ecosistema árido, efecto antrópico, ensamblaje de comunidades vegetales.

Introducción

Las comunidades naturales son entidades abiertas que cambian tanto en el espacio como en el tiempo. Por tal razón, la estructura (composición, abundancia, diversidad, conectancia, etc.) de las comunidades es dinámica y puede presentar diferentes patrones de cambio en respuesta a procesos determinísticos y/o estocásticos (Lortie *et al.*, 2004; Vandermeer *et al.*, 2004). La naturaleza cambiante de las comunidades debe tomarse en cuenta para avanzar en su conocimiento, conservación y manejo.

Según los principios básicos de la teoría ecológica, se reconoce que la variación ambiental representa un determinante clave en los procesos de estructuración de las comunidades (Zavala-Hurtado *et al.*, 1996). En

el caso particular de las plantas, el grado de diferenciación o especialización en la comunidad va a estar determinado, entre otras causas, por el grado de tolerancia a las variaciones en las condiciones ambientales (Connell, 1978; Vazquez y Givnish, 1998). Por consiguiente, la heterogeneidad ambiental, en sintonía con otros factores, ha generado una alta diversidad de especies en el planeta. Esta diversidad de especies se ha estudiado a diversos niveles; no obstante, desde hace algunas décadas, un polémico punto de vista ha ganado suma importancia dentro de la comunidad científica: la diversidad funcional (Petchey y Gaston, 2006). La diversidad funcional constituye una medida de la variedad de estrategias que presentan las especies que componen una comunidad, que les permite enfrentar las presiones ambientales (Petchey y Gaston, 2006). Los atributos funcionales son componentes del fenotipo del organismo (Petchey y Gaston, 2006), rasgos morfológicos, fisiológicos y/o conductuales que tienen un impacto sobre el desempeño de los organismos en una comunidad, en cuanto a su crecimiento, reproducción y supervivencia (Casanoves *et al.*, 2011).

Por su parte, las modificaciones del entorno natural por actividades humanas representan otra de las piedras angulares del proceso de ensamble de las comunidades naturales (MacAuliffe, 2001), debido a que el ser humano ha sido el mayor transformador de los hábitats (Clement *et al.*, 2020). Sus actividades muy probablemente pueden haber influido sobre la diversidad funcional, taxonómica y genética de las poblaciones naturales (MacAuliffe, 2001). No cabe dudas de que, aunque hablemos de ecosistemas altamente conservados, la naturaleza en su estado prístino posiblemente ya no existe, debido a que el hombre ha construido o cuando menos, modificado gran parte de los nichos en todo el planeta desde finales del Pleistoceno (Clement *et al.*, 2020). Así como la construcción de un nicho ecológico por los organismos vivos en el lugar que habitan y su interacción con factores bióticos y abióticos, los humanos hemos construido un nicho cultural, mediante la acumulación y transmisión de conocimientos, innovaciones y tecnología entre sus generaciones, que nos ha permitido domesticar los paisajes (Clement *et al.*, 2020).

Sin embargo, aunque no es menos cierto que la erosión del suelo y las prácticas agrícolas y ganaderas pueden empobrecer la estructura y composición de los ecosistemas (MacAuliffe, 2001), la manipulación no siempre implica una degradación del paisaje; en varias situaciones, permite mantener o incluso elevar los niveles de biodiversidad (Clement *et al.*, 2020). Resulta por demás interesante que este fenómeno no es único de los tiempos modernos; en el caso particular de México, desde tiempos precolombinos ha albergado un amplio espectro de civilizaciones, cuyos patrones de desarrollo han sido influenciados por el entorno natural del territorio y, recíprocamente, estas actividades han modificado los ecosistemas. Estas modificaciones probablemente podrían tener alguna expresión en los patrones de composición y abundancia de las comunidades actuales (MacAuliffe, 2001).

El territorio mexicano se caracteriza por la confluencia de dos regiones biogeográficas, la Neártica y la Neotropical (Dávila *et al.*, 2002; Challenger y Soberón 2008; Bolaños y González, 2015), lo que, aunado a la gran variedad de climas por la posición latitudinal del territorio y la gran cantidad de cadenas montañosas (Arias *et al.*, 2000), hacen de México una región megadiversa con una alta diversidad β (Arias *et al.*, 2000; Dávila *et al.*, 2002; Challenger y Soberón, 2008; Miranda y Hernández X., 2014; Bolaños y González, 2015). Aproximadamente el 60 % del territorio mexicano está constituido por zonas áridas y semiáridas (Zavala-Hurtado *et al.*, 1999; 2015), con altos valores de riqueza de especies e importante endemismo en su flora, incluso en algunos casos mayores que los de zonas templadas y tierras bajas húmedas (Dávila *et al.*, 2002).

En este sentido, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Puebla y Oaxaca, representa una muestra excepcional de ecosistema árido, con elevada diversidad biológica (Zavala-Hurtado *et al.*, 1999; 2015) y cultural (Zavala-Hurtado *et al.*, 1999; 2015; MacAuliffe, 2001), resultado de procesos ecológicos y evolutivos que se han sucedido en la zona (Zavala-Hurtado *et al.*, 1999; 2015). Esta región es considerada uno de los principales bosques tropicales secos de México (MacAuliffe, 2001; Rendon-Sandoval *et al.*, 2020), y representa un importante reservorio de riqueza biocultural, con una historia cultural humana de

aproximadamente doce mil años, y tempranas señales arqueológicas de agricultura asociada a manejo forestal (Valiente-Banuet *et al.*, 2009; Rendon-Sandoval *et al.*, 2020). De hecho, los sistemas agroforestales tradicionales del valle son probablemente los más antiguos de Mesoamérica, con aproximadamente más de nueve mil años (Vallejo *et al.*, 2018; 2019). El valle constituye, por tanto, un escenario muy peculiar donde la estructuración de los paisajes es el resultado de un ambiente físico fuertemente influenciado por el desarrollo cultural de sus poblaciones humanas (Zavala-Hurtado *et al.*, 1999).

Entre los estudios paleoecológicos desarrollados en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, destacan aquellos que conforman el Proyecto Arqueológico-Botánico (MacNeish *et al.*, 1967), porque constituyeron una serie de trabajos ininterrumpidos que permitieron establecer una línea temporal de desarrollo sociocultural en el Valle, desde la primera ocupación humana hasta la conquista española. Este proyecto representa uno de los trabajos más completos y robustos acerca de las principales y más importantes civilizaciones mesoamericanas y del mundo.

Los popolocas constituyen uno de los grupos de poblaciones humanas que habitaron el valle de Tehuacán antes de la colonización española, durante los años 150 a.C. hasta 1500 d.C. Este grupo constituye el más antiguo de las lenguas otomangues (familia de lenguas amerindias), que ocuparon seguramente el sur y centro de Puebla y el norte de Oaxaca, y la región de Tehuacán fue uno de sus principales señoríos (Léon 1905, Gámez 2001). Esta civilización representa uno de los grupos más controvertidos y menos conocidos de entre las civilizaciones mexicanas precolombinas, pero no por ello, menos importantes.

Estos pobladores del Valle de Tehuacán-Cuicatlán comenzaron la domesticación de plantas debido a la disminución de la disponibilidad de especies silvestres para la recolección (Casas *et al.*, 2016). A partir de este momento, las plantas domesticadas, asociadas a procesos de agricultura, comenzaron a jugar un papel clave en la alimentación de las poblaciones humanas (Valiente-Banuet *et al.*, 2006ª; Casas *et al.*, 2016). Los procesos de domesticación de las especies marcan los inicios de la agricultura (Téllez *et al.*, 2008), por lo que tuvieron gran relevancia para el desarrollo de las civilizaciones mesoamericanas (Gámez, 2001;

MacAuliffe, 2001; Valiente-Banuet *et al.*, 2006ª; Casas *et al.*, 2016). De hecho, en la parte central de México se han encontrado los restos más antiguos de plantas cultivadas (Casas *et al.*, 2016).

En el valle de Tehuacán se observa un registro completo del proceso de domesticación de recursos tan importantes como el maíz, *Zea mays* (Zavala-Hurtado *et al.*, 1999; MacAuliffe, 2001; Téllez *et al.*, 2008), la calabaza, *Cucurbita* sp., el amaranto, *Amaranthus hypocondriacus*, y el aguacate, *Persea americana* (Zavala-Hurtado *et al.*, 1999). Además de los usos agrícolas del paisaje, se han documentado estrategias para eliminar de las comunidades vegetales aquellas especies no utilizables o indeseables, y sustituirlas por otras con mejores atributos utilitarios (Valiente-Banuet *et al.*, 2006ª; Casas *et al.*, 2016), como pochote (*Ceiba parvifolia*), guaje (*Acacia* spp.), copal (*Bursera* spp.), nopal (*Opuntia* spp.), garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*), chupandía (*Cytrocarpa procera*), pitaya (*Stenocereus pruinosus*) y palo dulce (*Eysenhardtia polystachya*), entre otras (Smith Jr, 1967; Valiente-Banuet *et al.*, 2006ª; Bolaños y González, 2015).

En la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán se encuentra la porción más extensa de selva baja caducifolia protegida, un tipo de vegetación reconocido entre los más vulnerables y afectados por el impacto creciente de la población humana desde épocas prehispánicas hasta la actualidad (Meave *et al.*, 2012). El impacto de los asentamientos popolocas posiblemente modificó de forma diferente la estructuración y los patrones de coexistencia en las selvas bajas de los sitios que habitaron, y dado que sus efectos se recuperan lentamente y nuevos disturbios pueden impactar cuando aún el sistema no se ha recuperado totalmente, en la región se observan varias evidencias de impacto ambiental (Martorell y Peters, 2008; Meave *et al.*, 2012). El valle resulta entonces un escenario interesante para estudios que permiten generar información relacionada con la estructuración de las comunidades, el papel de sociedades humanas en la conformación de la estructura de los paisajes y teorías de coexistencia, entre otras.

En el suroeste del Valle de Tehuacán se encuentra la subcuenca o Valle de Zapotitlán, caracterizado por paisajes de cerros constituidos principalmente por selvas bajas y matorral xerófilo en sus cimas y laderas (Miranda y Hernández X., 2014). En el centro del valle de Za-

potitlán, en la cima de un cerro llamado Cuthá o cerro De la Máscara, existen restos de un importante centro político y urbano prehispánico del grupo de los popolocas, que inició su crecimiento unos 150 años a.C. (Castellón-Huerta, 2006). Dentro del mismo cerro existen zonas que, aunque no han estado exentas de impactos humanos, no fueron intervenidas con la misma intensidad, lo que sugiere la existencia de un gradiente de intervención.

Las prácticas de manejo del entorno natural de los popolocas en el cerro Cuthá, hasta hace aproximadamente quinientos años, modificaron las trayectorias de estructuración y los patrones de coexistencia de las comunidades de manera diferencial entre zonas con diferentes intensidades de intervención, principalmente por el uso preferencial y fomento de algunos elementos de la flora. Nos preguntamos entonces si es posible que aún queden huellas de esta diferencia en los patrones espaciales de la estructura de la selva baja caducifolia, de acuerdo con el nivel de intervención ejercido antes de la conquista. En tal caso esperaríamos que la diversidad taxonómica y funcional de las zonas más intensamente intervenidas sean menores con respecto a los sitios menos perturbados, porque la manipulación dirigida de la vegetación debe haber favorecido la presencia y abundancia de determinadas especies, disminuyendo la variabilidad natural existente previo a las intervenciones popolocas sobre la vegetación. Para probar esta hipótesis, nuestro objetivo principal fue describir la estructura, a nivel de la diversidad taxonómica y funcional, de la selva baja caducifolia del cerro bajo un gradiente de perturbación, a partir del análisis del posible impacto de asentamientos humanos ancestrales sobre la estructuración y composición de estas comunidades vegetales.

Método

Caracterización de la zona de estudio

El Valle de Zapotitlán tiene una superficie aproximada de 413.89 km^2 y un rango altitudinal que va de los 1280 a los 2720 m.s.n.m. (Vite *et al.*, 1992; Zavala-Hurtado *et al.*, 1996). El clima es cálido y semiárido, con

lluvias en verano, una precipitación promedio anual de 380-400 mm y una temperatura media anual de 18-22ºC (Zavala-Hurtado *et al.*, 1996). Presenta una gran diversidad de afloramientos geológicos y tipos de suelo (Zavala-Hurtado, 1982; Osorio-Beristáin *et al.*, 1996; Camargo-Ricalde *et al.*, 2002; Dávila *et al.*, 2002).

La región se caracteriza por una importante variedad de estrategias ecológicas que exhiben las plantas, lo que se traduce en una alta diversidad de especies (Valiente-Banuet *et al.*, 2006). En el Valle se registra además un alto número de endemismos en varias categorías taxonómicas, que es resultado de la compleja red fisiográfica, la diversidad de intervalos altitudinales y las diferencias en la naturaleza del sustrato geológico y tipos de suelos (Dávila *et al.*, 2002).

La vegetación del lugar corresponde a matorral xerófilo, selva baja espinosa perennifolia y selva baja caducifolia (Zavala-Hurtado, 1982; Villaseñor *et al.*, 1990; Osorio-Beristáin *et al.*, 1996). Sin embargo, en el cerro Cuthá donde se llevó a cabo el muestreo (Figura 1a), la vegetación predominante es la selva baja caducifolia espinosa (sensu Miranda y Hernández X., 2014).

Selección del sitio y las unidades de muestreo

Inicialmente, en el cerro Cuthá se establecieron *a priori* tres zonas: muy perturbada (ZMP), medianamente perturbada (ZMedP) y poco perturbada (ZPP). Esta definición se hizo en función de un gradiente de perturbación, definido según la cercanía del centro ceremonial y de lo que se reconocen, según estudios arqueológicos previos (Castellón-Huerta, 2006), como las zonas principales de desarrollo de los popolocas en la cima del cerro. También se consideró para el establecimiento de las zonas los restos de construcciones encontrados y el grado de cobertura vegetal del sitio. Siguiendo este criterio, la ZMP se estableció en el centro de desarrollo urbano principal en la cima del cerro; la ZMedP quedó establecida fuera de lo que constituyó la parte ceremonial y socio-económica principal, pero donde se ubicaban algunos restos de construcciones como muros de contención; finalmente, la ZPP se marcó lejos de cualquier resto de construcción, de modo que no forma parte

del área reconocida como centro ceremonial, mercado o plaza principal, ni de sus alrededores inmediatos.

Se marcaron 12 transectos de 5 × 50 m, subdivididos en 5 cuadros de 50 m^2 cada uno, que quedaron distribuidos en las zonas de la siguiente forma: ZMP (T1 al T4), ZMedP (T5, T6, T10 y T11) y ZPP (transecto T7, T8, T9 y T12) (figura. 1b); del transecto T1 al T8 se marcaron en la cima del cerro, mientras que del T9 al T12 se ubicaron en las laderas. Debido a la difícil accesibilidad y desplazamiento por el cerro y el tiempo disponible para realizar los muestreos, los transectos de las zonas poco y medianamente perturbada, no pudieron marcarse continuos como en la ZMP. Recorriendo el cerro se pudieron marcar dos transectos medianamente perturbados, luego la vegetación se hizo mucho más tupida y muy alejada del centro principal y pudieron marcarse entonces tres transectos poco perturbados. De ahí que la enumeración de los transectos en estas zonas se ve interrumpida, y para evitar confusiones en los análisis posteriores, se mantuvo así, con esta pertinente anotación.

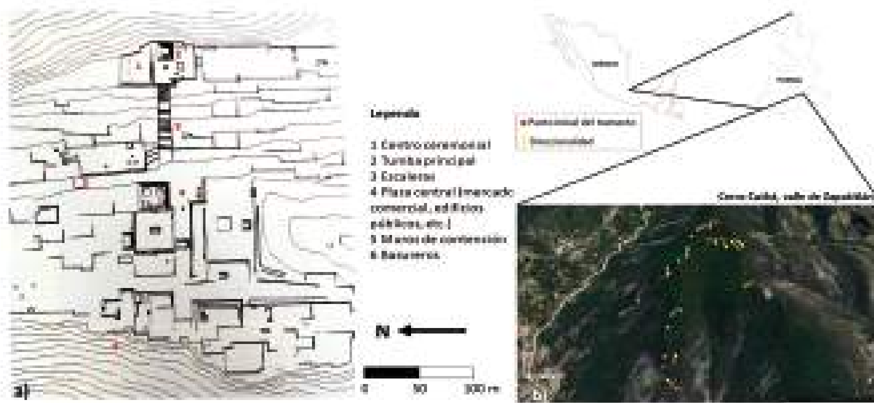


Figura 1. Área arqueológica y zona de muestreo, a) Plano general del área arqueológica central del cerro Cuthá del valle de Zapotitlán, Puebla, tomado de Castellón-Huerta (2006). Se indican algunos de los principales restos de construcciones observados en el sitio, b) Disposición de los 12 transectos muestreados en el cerro Cuthá del Valle de Zapotitlán, vista superior, tomada de Google Earth.

Registro de variables

En cada cuadro dentro del transecto (unidad de muestreo) se registraron los individuos vegetales presentes, clasificados según las guías de Weller (2010), y sus respectivas abundancias dentro del cuadro, por transecto y por zona. Las especies se caracterizaron según 11 atributos funcionales: tipo de metabolismo fotosintético, forma de vida, presencia de hojas, tipo de hojas, presencia de suculencia y/o leñosidad, presentación –solitaria/en inflorescencia-, color y tamaño de las flores –chica/mediana/grande-, síndrome de dispersión, tipo de reproducción, características del tallo y la corteza –tallo aplanado/tallo fotosintético/ corteza exfoliante. La caracterización funcional fue solamente cualitativa (presencia 1/ausencia 0), y la información para la misma se obtuvo de las guías de Weller (2010), fascículos de la Flora de Tehuacán, fichas informativas de CONABIO disponibles *on-line* para algunas de las especies registradas, y trabajos publicados por Zavala-Hurtado *et al.* (1996), Reyes *et al.* (2011) y Zumaya *et al.* (2013).

A su vez se registraron altitud, orientación de la ladera y pendiente en cada transecto con un equipo GPS, y se tomaron muestras de 500 g de suelo obtenidas en los primeros 100 metros de cada transecto. Posteriormente, en el laboratorio, se determinó la humedad, pH, conductividad eléctrica y la composición química-biológica de las muestras de suelo. Se registró también la presencia de restos de construcciones y artefactos prehispánicos (herramientas de ónix, obsidiana, prendas, cerámicas), y se hizo una caracterización de su extensión territorial en las tres zonas, como otro indicador del impacto potencial de las actividades humanas. Todas las variables medioambientales y arqueológicas se registraron por una sola ocasión, en época de secas. Finalmente se construyeron tres matrices: Especies-Cuadros, Especies-Rasgos funcionales y Ambiente-Cuadros para los posteriores análisis estadísticos.

Análisis estadísticos

El procesamiento estadístico se hizo sobre la base de la comparación entre las zonas establecidas y teniendo en cuenta el comportamiento

de los datos, para lo cual se realizaron pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, para determinar si los datos cumplían con la distribución normal y homogeneidad de varianzas, respectivamente, en del software STATISTICA v8.0 (Statsoft, Inc. 2007).

Análisis Discriminante Múltiple

Se realizó un Análisis Discriminante Múltiple (ADM) en el software IBM SPSS v19.0 (SPSS, Inc. 2010), que permite evaluar cuán correcta es la definición de los transectos dentro de cada zona, y genera funciones discriminantes que revelan cuáles son las variables (abundancia de cada especie) que más aportan a la diferenciación entre las zonas.

Análisis de varianza

Las abundancias de las especies más discriminantes, obtenidas según el ADM, se evaluaron con análisis de varianza (paramétricos/no paramétricos) en el software STATISTICA v8.0 (Statsoft, Inc. 2007), para comprobar la existencia o no de diferencias significativas entre las zonas definidas.

Estimación de índices de diversidad taxonómica

En el software PAST v3.2 (Hammer *et al.*, 2018) se estimaron índices de dominancia y equitatividad para las tres zonas definidas como indicadores de la diversidad taxonómica. En el caso de los índices de diversidad de Shannon (H') y de Dominancia de Simpson (D) se desarrolló la prueba t de Hutcheson (Hutcheson 1970) para las tres combinaciones entre las zonas (ZMP-ZMedP, ZMedP-ZPP y ZPP-ZMP), que permite evaluar si existen diferencias significativas entre ellas.

Análisis de la estructura de la comunidad

Se evaluaron los cambios en la estructura de la selva baja, según las escalas propuestas por Rahel (1990) para evaluar la estructura y estabilidad de una comunidad (Presencia/Ausencia, Jerarquías de abun-

dancias y Abundancias absolutas), teniendo en cuenta las abundancias de las especies y considerando una escala espacial.

La similitud en la composición específica (Presencia/Ausencia) entre zonas evalúa si la composición de las comunidades coincide en las especies presentes y se estimó con el coeficiente de similitud de Sörensen cualitativo -*Ss*- (Rahel, 1990; Krebs, 1999). La similitud en la Jerarquía de abundancias entre zonas se evaluó mediante el coeficiente no paramétrico de correlación de Kendall-Tau (Rahel, 1990; Sokal y Rohlf, 2001), en el software STATISTICA v8.0 (Statsoft Inc., 2007). Finalmente, se determinó la constancia de las Abundancias absolutas entre zonas, mediante el análisis de tabla de contingencia $r \times c$ del software PAST v3.2 (Hammer *et al*., 2018), donde r representa el número de zonas, y c el número de especies (Rahel, 1990; Sokal y Rohlf, 2001).

Determinación de grupos funcionales

En el programa P-ORD v5.0. (McCune y Mefford, 2006), se realizó un análisis jerárquico divisivo de conglomerados de dos vías y un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA), que resumen y ordenan la variación de valores de los atributos que expresan las especies. Con una superposición de la información de ambos se determinaron los respectivos grupos funcionales.

Análisis de correspondencia canónica

En el programa PC-ORD v5.0 (McCune y Mefford, 2006), se desarrolló un análisis multivariado de correspondencia canónica, que permite identificar posibles relaciones lineales entre las abundancias de grupos funcionales y las variables ambientales (orientación, pendiente, altura, análisis de las muestras de suelo) y arqueológicas (restos de construcciones y artefactos) medidas en cada transecto.

Estimación de la diversidad funcional

En el software MVSP v3.21 (Kovach Computing Services, 2012) se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP) con la información sobre los atributos y grupo funcionales, que permiten evaluar la dispersión de valores de los rasgos en el espacio funcional que agrupa a las especies de cada zona. Además, en el software STATISTICA v8.0 (Statsoft Inc., 2007), se desarrollaron ANOVA tomando las abundancias de los grupos funcionales para determinar si la distribución de estas difería entre zonas. Finalmente, en el software FDiversity (Casanoves *et al*., 2011) y el paquete estadístico FD de R v3.4 (The R Core Team 2017), se determinaron tres índices de diversidad funcional unidimensionales, multirrasgos (usan todos los atributos al mismo tiempo), cualitativos, que toman en cuenta las abundancias de las especies: la entropía cuadrática (Rao), y la diversidad funcional basada en dendrogramas de abundancia, evaluando a todas las especies de la comunidad (wFDc) o solo las especies de cada muestra (wFDp). El índice Rao se deriva de la teoría de la entropía y determina la distancia promedio entre pares de especies, ponderada con la abundancia; los índices wFDc y wFDp se basan en una matriz de distancias calculadas con un valor para cada atributo funcional y especie, considerando las abundancias relativas.

Resultados

Identificación y caracterización espacial de los restos arqueológicos registrados

En los cuatro transectos de la ZMP se registró la presencia de construcciones (tumba principal, escaleras, restos de columnas y muros de contención) y restos de herramientas y artefactos prehispánicos. En la ZMedP se registraron fundamentalmente restos de herramientas y artefactos precolombinos; a excepción del T6, los restantes transectos también se caracterizaron por la presencia marcada de restos de muros de contención. Finalmente, en la ZPP solo se registraron restos de herramientas y artefactos (cuadro 1).

Cuadro 1. Restos arqueológicos registrados en las zonas muestreadas en el cerro Cuthá, del Valle de Zapotitlán

Zona	Transectos	Restos de artefactos	Restos de construcciones
Zona Muy Perturbada	T1	Restos de ónix, vasijas y pedernal	Restos del centro ceremonial
	T2	Restos de vasijas	Restos del centro ceremonial
	T3	Restos de vasijas y ónix	Restos de escaleras y columnas
	T4	Restos de ónix, pedernal y vasijas	Restos del centro ceremonial
Zona Medianamente Perturbada	T5	Restos de vasijas, ónix, obsidiana y cuenta de jade	Restos de muros de contención
	T6	Restos de obsidiana, vasijas y pedernal	No hay restos de construcciones
	T10	Restos de vasijas	No hay restos de construcciones
	T11	Restos de vasijas	Restos de muros de contención
Zona Poco Perturbada	T7	Restos de ónix, obsidiana, vasijas y pedernal	No hay restos de construcciones
	T8	Restos de metlapil, ónix, pedernal, vasijas y obsidiana	No hay restos de construcciones
	T9	Restos de vasijas	No hay restos de construcciones
	T12	Restos de vasijas	No hay restos de construcciones

Composición y estructura de las comunidades vegetales

Se registraron 8 716 individuos, agrupados en 121 especies y 38 familias. En las tres zonas las familias mejor representadas fueron Cactaceae, Asteraceae y Fabaceae, con 19, 16 y 15 especies, respectivamente.

La ZMedP presentó el mayor número de especies (82) y familias (33) registrados en el cerro, mientras que las ZMP y ZPP presentaron igual número de especies (79), y 30 y 27 familias cada una, respectiva-

mente. La ZMP presentó el mayor número de individuos, seguida por la ZMedP con 2515, y la ZPP con 2385 individuos.

Análisis discriminante

De acuerdo con los resultados de este análisis, los 60 cuadros fueron clasificados correctamente dentro de las zonas definidas (figura 2). Las funciones canónicas discriminantes son robustas y las variables muy discriminantes, con un índice de correlación canónica alto y una baja lambda de Wilks (Λ); la primera función discriminante logra explicar el 82.6 % de la varianza total (cuadro 2). A partir de los resultados, pudimos además generar una lista con 26 de las 121 especies evaluadas, que resultaron ser las variables más discriminantes según las dos funciones canónicas (*Echeveria gigantea*, *Gochnatia hypoleuca*, *Ipomea arborenses*, *Iresine valdesi*, *Isocoma veneta*, *Lemaireocereus hollianus*, *Mammillaria carnea*, *Manihot esculenta*, *Mentzelia hispida*, *Mimosa lascerata*, *M. luisana*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Parkinsonia praecox*, *Parthenium tometosum*, *Pittocaulom praecox*, *Plumeria rubra*, *Portulaca oleracea*, *Prosopis laevigata*, *Pseudosmodingium multifolium*, *Ptelea trifoliata*, *Sanvitalia fruticosa*, *Stenocereus pruinosus*, *S.s stellatus*, *Solanum tridynamum*, *Verbesina neotenoriensis*, *Ziziphus amole*).

Cuadro 2. Auto-valores y lambda de Wilks de las funciones canónicas discriminantes generadas

Función	Autovalor	% varianza	Correlación canónica	Lambda de Wilks (Λ)	Chi-cuadrado	Significancia (p)
1	94.901	82.6	0.995	0.000	232.004	0.000
2	19.976	17.4	9.976	0.048	98.823	0.001

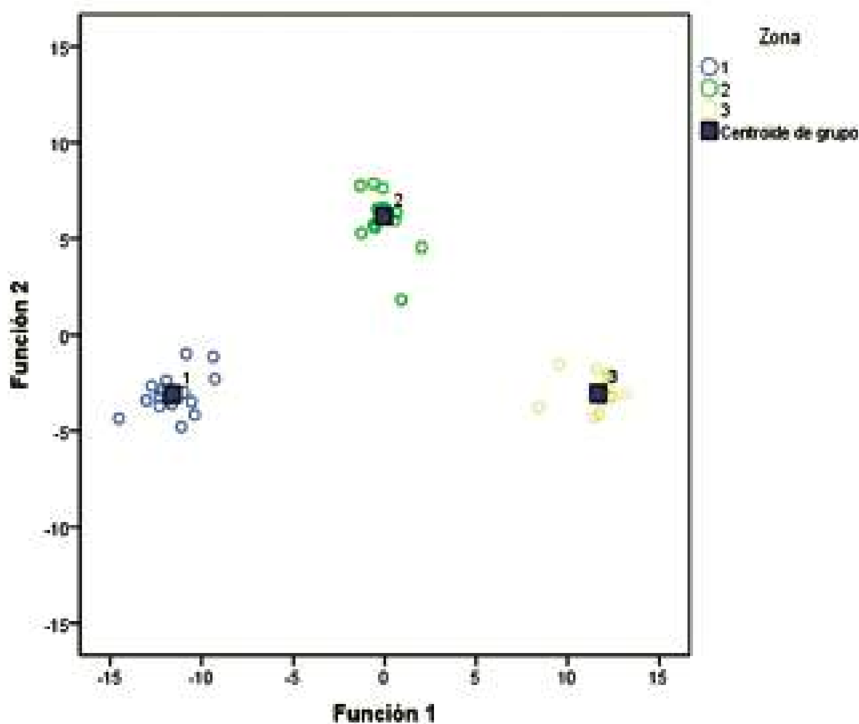


Figura 2. Ordenación de 60 unidades de muestreo (previamente clasificados en tres grupos de acuerdo con el grado de intervención humana) en un espacio discriminante. Se indica la ubicación del centroide de cada grupo. 1: Zona poco perturbada, 2: Zona medianamente perturbada, 3: Zona muy perturbada.

Distribución de abundancias

La especie *M. carnea* se analizó con la prueba paramétrica Tukey HSD, las restantes se analizaron con la prueba no paramétrica de múltiples comparaciones Kruskal-Wallis. Solo *E. gigantea*, *M. luisana* y *M. geometrizans* mostraron diferencias significativas entre las zonas en cuanto a la distribución de sus abundancias (figura. 3).

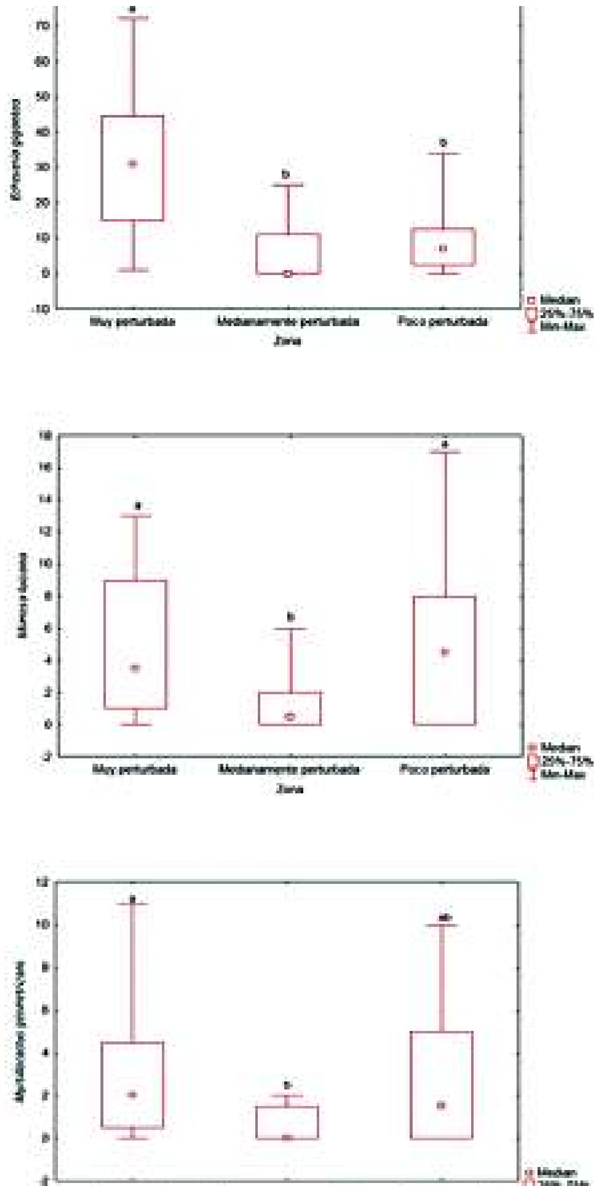


Figura 3. Resultados de la prueba Kruskal-Wallis para las abundancias registradas para las especies *Echeveria gigantea*, *Myrtillocactus geometrizans* y *Mimosa luisana* en las tres zonas muestreadas del cerro Cuthá, valle de Zapotitlán.

Índices de diversidad taxonómica

La zona medianamente perturbada, con 82 especies, resultó ser la zona con mayor diversidad y equitatividad (cuadro 3). La prueba *pos hoc t* de Hutcheson (Hutcheson 1970) sugiere que existen diferencias estadísticamente significativas entre las tres zonas de muestreo con relación a los índices de diversidad evaluados (Dominancia D y Shannon H), con $p < 0.05$ en las tres comparaciones realizadas.

Estructura de la comunidad

De acuerdo con resultados obtenidos para la estimación del coeficiente de similitud de Sörensen, los mayores valores de similitud se reportan entre la ZMP y la ZMedP, con un valor de Ss=0.73, compartiendo 59 especies, y entre la ZMedP y la ZPP, que comparten 57 especies (Ss=0.71). Por su parte, la menor similitud, aunque no baja, se reportó entre la ZMP y la ZPP, que solo comparten 49 especies, y su valor de coeficiente de Sörensen fue de 0.62. Los índices de correlación de Kendall-Tau estimados indican que la mayor concordancia se encontró entre la ZMP y la ZPP, con un valor casi unitario de 0.82. Mientras que la relación entre la ZMP y la ZMedP muestran el caso extremo, cuyas jerarquías de abundancia son totalmente diferentes entre ambas, con valor 0 (cuadro. 4). Según el análisis de tabla de contingencia, las abundancias absolutas de las especies dependen de la zona de muestreo (Ji-cuadrado = 4526.1, p=0.0001). Se desarrolló también un análisis de contingencia para las combinaciones posibles entre zonas (ZMP-ZPP, ZPP-ZMedP, ZMedP-ZMP), y resultó que en las tres relaciones tienen $p<0.05$, por lo cual son diferentes. Estos resultados sugieren que no existe una constancia en las abundancias absolutas de las especies entre las tres zonas definidas; es decir, las abundancias de las especies varían según la zona.

Cuadro 3. Valores estimados para los índices de diversidad taxonómica para las tres zonas definidas en el cerro Cuthá, Valle de Zapotitlán

Índice	ZPP	ZMedP	ZMP
Dominancia D	0.1105	0.0704	0.094
Simpson 1-D	0.8895	0.9296	0.906
Shannon H	3.091	3.261	2.97
Equitatividad J	0.7075	0.7399	0.68

Cuadro 4. Valores de coeficientes de correlación de Kendall-Tau para las jerarquías de abundancia de las especies registradas entre las tres zonas muestreadas en el cerro Cuthá, Valle de Zapotitlán. Las correlaciones son significativas con una probabilidad $p < 0.05$

	ZMP	ZMedP	ZPP
ZMP	1	0	0.82
ZMedP	0	1	0.5
ZPP	0.82	0.5	1

Grupos funcionales definidos

Se terminaron cinco grupos funcionales (GF) indicados en el dendrograma y el DCA (figuras 4a y b). A continuación, los grupos y algunos de los atributos que los definen: GF1 principalmente árboles y arbustos con metabolismo C3, varios de corteza exfoliante y flores en inflorescencias; GF2 arbustos y bejucos con metabolismo C3, flores en inflorescencias y zoocoría (de forma externa) o autocoría; GF3 hierbas con metabolismo C4, flores en inflorescencias y autocoría; GF4 plantas de crecimiento arrosetado, principalmente con metabolismo CAM, hojas suculentas e inflorescencias; GF5 plantas principalmente con metabolismo CAM, tallos fotosintéticos y suculentos, flores solitarias y zoocoría.

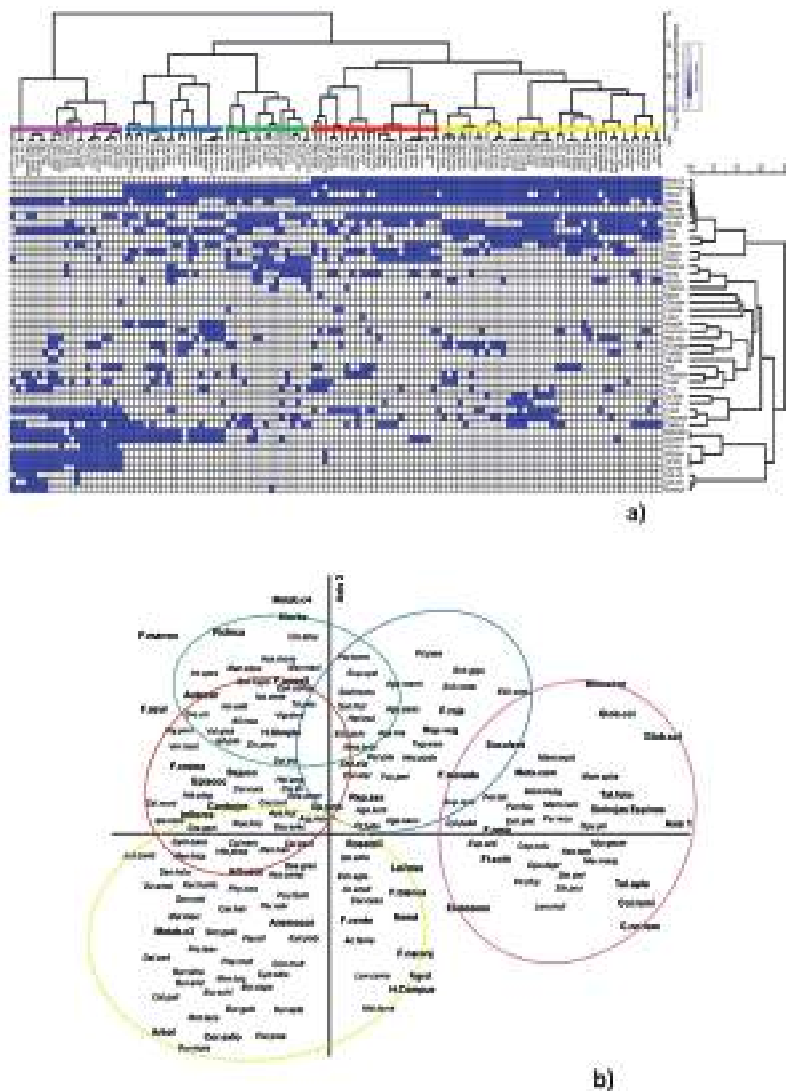


Figura 4. *a)* Dendrograma generado para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en los transectos muestreados del cerro Cuthá, valle Zapotitlán. *Eigenvalues* de los ejes: Eje1= 0.37 y Eje2= 0.14. GF1, amarillo; GF2, rojo; GF3, verde; GF4, azul; GF5, morado. *b)* DCA generado para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en las zonas muestreadas del cerro Cuthá, Valle Zapotitlán. GF1, amarillo; GF2, rojo; GF3, verde; GF4, azul; GF5, morado.

Relación entre variables ambientales y abundancias de los grupos funcionales

Según el Análisis Multivariado de Correspondencia Canónica (figura 5), las variables ambientales evaluadas (cuadro 5 y cuadro 6) y la distribución de los restos arqueológicos registrados (cuadro 1), no determinan patrones robustos en cuanto a las abundancias de los grupos funcionales en los diferentes transectos muestreados. Los *eigenvalues* obtenidos para los ejes representados en el gráfico fueron 0.154 para el Eje 1, y 0.043 para el Eje 2. Tanto para los *eigenvalues* como para la correlación entre las abundancias de los GF con las variables ambientales, las probabilidades asociadas fueron no significativas, con valores 0.4474 y 0.5255, respectivamente.

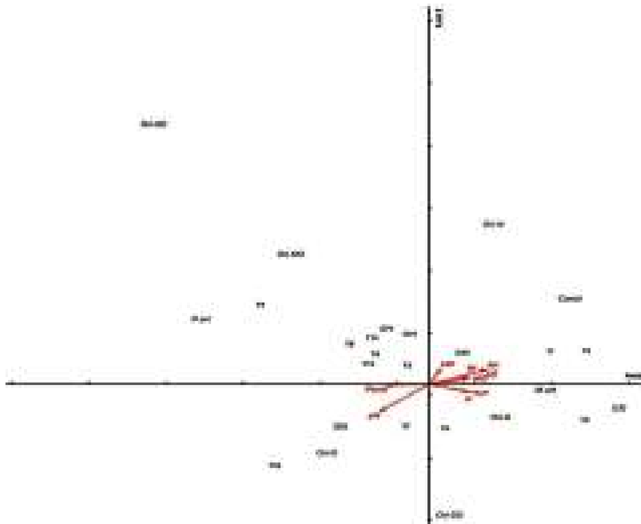


Figura 5. Análisis de Correlación Canónica para los valores de abundancia de los grupos funcionales y variables ambientales medidas en los doce transectos muestreados en el cerro Cuthá, Valle Zapotitlán.

Gf: grupo funcional, Ori-N: orientación Norte, Ori-S: orientación Sur, Ori-NO: orientación Noroeste, Ori-SE: orientación Sureste, Ori-SO: orientación Suroeste, Conts: restos de construcciones, P.art: pocos restos de artefactos, M.art: muchos restos de artefactos, Pend: pendiente, Alt: altura, HR: humedad relativa del suelo, Nt: contenido de nitrógeno del suelo, P: contenido de fósforo del suelo, K: contenido de potasio del suelo, MO: contenido de materia orgánica del suelo, CE: conductividad eléctrica.

Cuadro 5. Datos de ubicación (orientación, altura y pendiente) registrados en los transectos muestreados en el cerro Cuthá, del Valle de Zapotitlán

Zona	Transectos	Orientación (grados)	Orientación (cardinal)	Altura (m.s.n.m.)	Pendiente (grados)
ZMP	T1	345	Norte	1743	5
	T2	176	Sur	1728	5
	T3	168	Sur	1716	12
	T4	316	Noroeste	1748	10
ZMedP	T5	211	Suroeste	1717	4
	T6	173	Sur	1713	1
	T10	210	Suroeste	1573	25
	T11	170	Sur	1607	10
ZPP	T7	270	Oeste	1710	4
	T8	352	Norte	1707	0
	T9	153	Sureste	1673	30
	T12	273	Oeste	1673	37

Cuadro 6. Resultados de análisis fisicoquímicos realizados a las muestras de suelo tomadas del cerro Cuthá, Valle de Zapotitlán

Zona	Transecto	Humedad relativa (%)	pH	Cond. Eléc. (mmhos/cm dS m-1)	Mat. Org. (%)	Nt (%)	P (ppm)	K (meq/100g (cmoles+Kg-1)
ZMP	T1	5.06	7.6	0.2	7.2	0.33	32	0.8
	T2	5.57	7.7	0.3	9.9	0.32	50	0.9
	T3	2.66	7.9	0.3	11.6	0.52	104	1.5
	T4	2.27	8.1	0.3	6.0	0.26	39	0.9
ZMedP	T5	5.94	7.8	0.3	7.9	0.37	77	1.1
	T6	6.1	7.9	0.4	6.0	0.27	59	1.2
	T10	0.98	8.3	0.2	5.1	0.19	10	0.4
	T11	1.71	7.7	0.3	6.8	0.32	8	0.7
ZPP	T7	5.14	7.9	0.3	8.0	0.40	56	1.5
	T8	6.37	7.9	0.3	9.4	0.44	40	1.4
	T9	5.73	7.8	0.3	6.5	0.32	25	0.6
	T12	6.04	7.8	0.3	8.5	0.44	81	1.0

Diversidad funcional estimada

Los ACP indican que la diversidad de atributos funcionales en las tres zonas es muy similar, y los cinco grupos funcionales definidos están presentes (figura 6); sin embargo, los dos primeros componentes sólo explican un poco más del 30 % en los gráficos generados para cada zona (ZMP: 33.27%, ZMedP: 35.57% y ZPP: 36.97%). Aunque algunos grupos están mejor representados en unas zonas que en otras (cuadro 7), los ANOVA realizados se corresponden con los ACP, sugieren que la distribución de las abundancias no es significativamente diferente entre las zonas definidas. Finalmente, los índices de diversidad funcional estimados se muestran en el cuadro 8, y los ANOVAs realizados para cada índice indican que no existen diferencias significativas entre las zonas definidas (cuadro 9).

Cuadro 7. Riqueza específica y distribución de las abundancias absolutas de las especies presentes en cada una de las zonas definidas y en todo el cerro

Zona	Grupo funcional 1		Grupo funcional 2		Grupo funcional 3		Grupo funcional 4		Grupo funcional 5	
	Spp	Ind.	Spp	Ind.	Spp	Ind.	Spp	Ind.	Spp	Ind.
ZMP	26	486	16	963	11	327	13	1067	13	973
ZMedP	30	295	15	372	11	314	9	472	17	1070
ZPP	25	354	12	101	10	315	12	627	20	988
Total	42	1135	24	1436	16	956	19	2166	21	3031

Cuadro 8. Valores estimados para los índices de diversidad funcional en los transectos marcados en el cerro Cuthá, Valle de Zapotitlán.

Zona	Transecto	wFDp	WFDc	Rao
ZMP	T1	16.35	16.36	0.39
	T2	19.14	19.17	0.4
	T3	13.74	13.77	0.39
	T4	10.68	10.7	0.35
ZMedP	T5	13.33	13.35	0.4
	T6	16.48	16.52	0.39
	T10	12.57	12.6	0.32
	T11	16.28	16.31	0.42
ZPP	T7	9.62	9.65	0.34
	T8	17.79	17.82	0.39
	T9	17	17.03	0.41
	T12	16.67	16.69	0.41

Cuadro 9. Resultados de los ANOVA de los índices de diversidad funcional estimados en el cerro Cuthá, del Valle de Zapotitlán

	Grados de libertad	Sumatoria de cuadrados	Medias de cuadrados	Valor F	Pr (>F)
wFDp					
Zona	2	0.74	0.37	0.04	0.9655
Residuales	9	94.44	10.49		
wFDc					
Zona	2	0.73	0.36	0.03	0.9661
Residuales	9	94.49	10.5		
Rao					
Zona	2	1.20E-04	6.00E-05	0.05	0.9495
Residuales	9	0.01	1.20E-03		

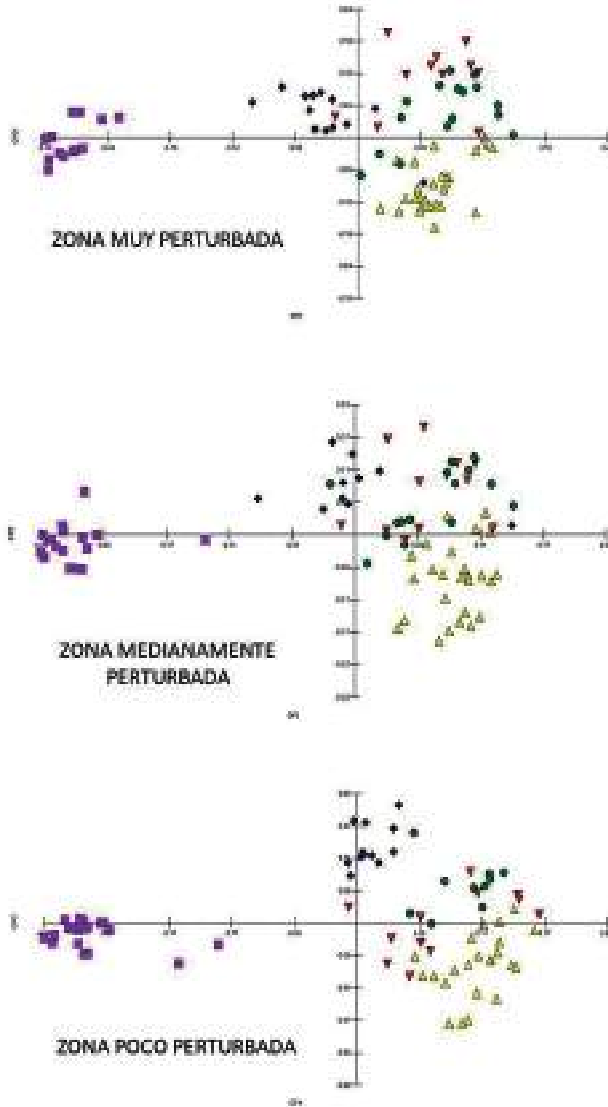


Figura 6. Análisis de Componentes Principales para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en las tres zonas definidas según intensidad de la perturbación muestreadas en el cerro Cuthá, Valle Zapotitlán. GF1, amarillo; GF2, rojo; GF3, verde; GF4, azul; GF5, morado. Eigenvalues de los componentes: ZMP: CP1=1.407 y CP2= 0.610, ZMedP: CP1=1.548 y CP2= 0.626, ZPP: CP1=1.752 y CP2= 0.575.

Discusión

Diversidad taxonómica

De modo general, el área muestreada del cerro se caracterizó por una alta diversidad taxonómica, representada por un número elevado de especies e individuos. Los bosques tropicales secos están considerados entre las comunidades vegetales estructuralmente más complejas con una alta diversidad global de especies (Vázquez y Givnish, 1998; Sagar *et al.*, 2003; Bongers *et al.*, 2009; Rendon-Sendoval *et al.*, 2020). Sin embargo, también destacan entre los ecosistemas tropicales más impactados por las actividades humanas desde tiempos precolombinos, debido a que han sido preferidos para la explotación de los componentes naturales y el establecimiento de asentamientos humanos (Potter-Bolland *et al.*, 2008;Rendon-Sendoval *et al.*, 2020).

Según nuestros resultados, las familias mejor representadas fueron Cactaceae, Fabaceae y Asteraceae, que destacan entre las más diversas en muchas selvas bajas caducifolias del trópico mexicano (Camargo-Ricalde *et al.*, 2002; Gallardo *et al.*, 2005; Castillo *et al.*, 2007). Además, se ha sugerido que el área de origen de estas es América del Sur, hace varios millones de años, lo que implicaría suficiente tiempo para una amplia diversificación (Herendeen *et al.*, 1992; Wallace, 1995; Bremer y Gustafsson, 1997; Vázquez y Givnish, 1998; Wallace y Gibson, 2002). De hecho, en la región de Tehuacán se han hallado registros fósiles de representantes de estas familias de aproximadamente 60 millones de años.

Las abundancias de las especies *Mimosa luisana* (cumito), *Myrtillocactus geometrizans* (garambullo) y *Echeveria gigantea* resultaron diferentes entre las distintas zonas. Los paisajes manipulados, ya sea que hayan sido cultivos o cuna de asentamientos humanos, contienen algunas especies silvestres, ya sean de utilidad o no para las poblaciones humanas que los habitan; su distribución y abundancia pueden variar en respuesta al gradiente en la intensidad de la perturbación humana, y a otros factores -no menos importantes- ecológicos, evolutivos, medioambientales, etc. (Clement *et al.*, 2020).

Las dos primeras especies se reconocen como útiles para las poblaciones humanas desde tiempos precolombinos (Zizumbo y García, 2008); el cumito es una importante fuente de combustibles y leña, y el garambullo es reconocida como una planta alimenticia, así como para la obtención de leña y combustibles (Smith Jr., 1967; Dávila y Lira-Saade, 2002; Valiente-Banuet *et al.*, 2006; Bolaños y González, 2015). En algunos casos, las especies útiles para las poblaciones humanas pueden encontrarse en áreas de asentamientos humanos incluso siglos después de abandonados por las poblaciones nativas, como sucede con varias especies de plantas empleadas por antiguos pueblos mayas en selvas de Mesoamérica (Levis *et al.*, 2020).

Por su parte, la especie *Echeveria gigantea* podría considerarse una especie generalista, por su alta abundancia en el cerro y especialmente en la zona muy perturbada y por el hecho de que no está reconocida por su utilidad como en el caso de las dos especies anteriores. En este caso, las especies generalistas comúnmente se benefician de la heterogeneidad que pueden generar los disturbios antrópicos sobre el ambiente, independientemente de si son usadas o no por las poblaciones humanas (Devictor *et al.*, 2008).

Composición y estructura de la comunidad

Según nuestros resultados, las diferencias taxonómicas detectadas entre las zonas, dada la similitud en las condiciones ambientales, podrían sugerir huellas del impacto humano prehispánico sobre las comunidades vegetales. La manipulación del paisaje por las poblaciones humanas puede generar, entre otros, cambios importantes a nivel de la distribución y abundancia de las especies, desde una escala local, como evaluamos en el presente trabajo, hasta una escala global (Levis *et al.*, 2017; 2020). Por tal razón, los disturbios antrópicos generados, dependiendo en parte de sus escalas espaciales y temporales, son considerados factores claves en la estructuración de las comunidades (Reynolds *et al.*, 1999; Sagar *et al.*, 200; Laliberté *et al.*, 2010).

Según los índices taxonómicos estimados, la zona establecida bajo los niveles medios de perturbación resultó ser la más diversa, lo cual

podría tener diversas posibles explicaciones, suponiendo diferentes escenarios y condiciones. Por una parte, el patrón observado parecería ajustarse al descrito por la hipótesis de disturbio intermedio, propuesta inicialmente por Connell (1978). Según dicha hipótesis, la reorganización de la composición y estructura de las especies en las comunidades evoluciona por una serie de etapas, reconocidas como sucesión. En ambientes impactados, niveles intermedios de perturbación causan una reversión a estados sucesionales tempranos, que permiten el reclutamiento de diferentes especies, previamente excluidas por competencia (Connell, 1978; Townsend *et al.*, 1997; Molino y Sabatier, 2001; Sagar *et al.*, 2003; Sheil y Bursle; Roxburgh *et al.*, 2004; Bongers *et al.*, 2009); esto podría explicar la mayor diversidad taxonómica en la zona establecida bajo los niveles medios de perturbación.

Sin embargo, la validación de esta hipótesis depende de la escala de observación del estudio, la historia del sitio, el tipo de disturbio y el método para determinarlo (Sheil y Burslem, 2003; Bongers *et al.*, 2009). Nuestros resultados y condiciones no representan razones suficientes para asegurar que el patrón observado se corresponde con una secuencia sucesional, donde las ZMP y ZPP serían el inicio y fin de la sucesión en la selva baja caducifolia. Para ello, necesitaríamos, por ejemplo, ampliar la escala temporal del estudio, de modo que permita un seguimiento detallado de la dinámica de las comunidades vegetales en cada una de las zonas.

Por otra parte, los cambios en la estructura espacial de la diversidad permiten comprender cómo las variaciones ambientales pueden modificar los patrones de diversidad de las comunidades naturales, y más aún, en organismos sésiles como las plantas (Chalmandrier *et al.*, 2015). Con relación a la composición específica, la menor similitud fue encontrada entre las ZMP y ZPP, que muestran el mayor recambio de especies entre ellas. Sagar y colaboradores (2003) también reportaron la menor similitud en la composición específica entre los sitios más y menos perturbados de un bosque tropical seco de la India. Registramos 79 especies en ambas zonas, no obstante, ensamblajes de especies con igual riqueza, pueden presentar composiciones considerablemente diferentes (Devictor *et al.*, 2008). La ZMedP podría considerarse entonces

una zona de transición, y la comunidad definida en ella estaría conformada por un mayor número de especies, varias de las cuales compartidas con las otras dos comunidades de las ZMP y ZPP.

Por su parte, los patrones de jerarquización de las abundancias-dominancias mostraron mayor concordancia entre las zonas con las intensidades extremas de perturbación (ZMP/ZPP). La ZMedP no muestra alta concordancia en esta escala, pues cambian las relaciones de dominancia de las especies presentes y compartidas. En esta zona se encuentra la menor concentración de la dominancia, lo que, aunado a la mayor riqueza de especies, se traduce en una mayor diversidad taxonómica en esta zona. Según los índices estimados, los mayores valores de dominancia de las especies se registraron en las zonas muy y poco perturbada. Esto podría implicar una disminución en la disponibilidad de los recursos, pues las especies dominantes podrían ocuparlos limitando el aprovechamiento por otras, lo que podría resultar en una posible exclusión y una disminución del número de especies y sus respectivas abundancias (Sagar *et al.*, 2003).

De modo general, las actividades de transformación de los paisajes pueden resultar en parches de selva de diversos tamaños con diferente grado de perturbación y dominados por diferentes especies; en aquellos más intensamente intervenidos probablemente sea más común encontrar especies preferidas y favorecidas por los humanos durante mucho tiempo (Potter-Bolland *et al.*, 2008; Clement *et al.*, 2020). Por ejemplo, anteriormente se ha sugerido que la composición y estructura florística moderna de las selvas amazónicas son también el resultado de una fuerte influencia de actividades humanas del pasado (Levis *et al.*, 2017). Similar al caso de las selvas mayas, donde la composición específica de la vegetación se debe en gran medida a las prácticas silvícolas de miles de años atrás, dadas a través de la interacción entre los procesos de selección artificial por las poblaciones humanas y la regeneración propia de los sistemas naturales (Potter-Bolland *et al.*, 2008).

No obstante, la distribución de las especies de plantas y de las construcciones precolombinas pudiesen responder a las condiciones ambientales comunes que prevalecen en todo el cerro; de modo que la correlación aparente que observamos entre la vegetación y el distur-

bio pudiese deberse a la propia homogeneidad ambiental en el cerro. Es decir, las distribuciones modernas de las especies podrían ser una consecuencia de factores ecológicos alrededor de las ruinas, que proporcionan condiciones óptimas de crecimiento para ciertas especies, y no precisamente de un manejo humano prehispánico de la vegetación.

Los procesos que permiten la permanencia de los cambios generados en las comunidades por la manipulación de los paisajes son muy complejos y resultan de las interacciones entre la dinámica natural de la vegetación, en sintonía con procesos evolutivos y condiciones ambientales (Levis *et al.*, 2017), y las poblaciones humanas a lo largo del tiempo y el espacio (Potter-Bolland *et al.*, 2008; Vallejo *et al.*, 2018). Por tanto, la huella de uso del suelo en la estructura de la comunidad no es igualmente detectable en todas las áreas que han sido asentamiento de poblaciones humanas en la antigüedad. Tal es el caso de las poblaciones precolombinas en México, donde probablemente esto sea resultado de diversos factores y condiciones. Cabría mencionar que la mayoría de los estudios etnobotánicos en México se han enfocado en áreas donde se han documentado los asentamientos humanos más densos o de civilizaciones más reconocidas. Además, muy probablemente los efectos de las actividades precolombinas sobre los bosques pueden haber desaparecido por cientos de años de procesos naturales. Finalmente, y no menos importante, las comunidades indígenas modernas a menudo se establecen en sitios que ya habían sido ocupados anteriormente, lo cual puede complejizar mucho la diferenciación entre prácticas de manipulación precolombina y posteriores a la conquista (Levis *et al.*, 2020).

En el caso particular del cerro Cuthá en el Valle de Zapotitlán, podemos mencionar con casi absoluta certeza que es un lugar altamente conservado, entre otras razones por la dificultad para el acceso al mismo. Además, no existen registros antropológicos de ocupaciones humanas en el cerro posteriores a la ocupación precolombina del grupo popoloca. Las comunidades humanas modernas que habitan el valle se encuentran en el pueblo de Zapotitlán y zonas aledañas, pero no así en el área del jardín botánico Helia Bravo, donde se ubica en el cerro. Por lo cual, los disturbios antrópicos posteriores no deben haber sido muy intensos. Posteriormente, en 1998, el valle es declarado Reserva

de la Biosfera, y en los últimos 20 años eso ha permitido un control más estricto de las personas que visiten la zona; de hecho, aunque el jardín es un lugar para visitas turísticas, las visitas al cerro han sido en su mayoría de interés académico e investigativo. La cima del cerro, muy probablemente, es una de las áreas más conservadas, no solo ante el impacto humano, sino también constituye una de las menos afectadas por animales de ganado, precisamente por su difícil acceso. No obstante, no está exento de los procesos naturales comunes en todos los ecosistemas, por lo cual no aseveramos que las causas de las variaciones en la diversidad taxonómica entre zonas registradas en este trabajo sean únicamente resultado de un disturbio humano de hace 500 años, aproximadamente.

No cabe duda de que probar esto resulta extremadamente complejo, con conclusiones que pueden resultar arriesgadas y hasta especulativas. Sin embargo, nos atrevemos a sugerir que, dada la historia y las características de conservación del cerro Cuthá, el sitio podría funcionar como un escenario interesante para intentar entender la evolución de las comunidades naturales ante diversos factores, y los resultados podrían reflejar en cierta medida una huella de este potencial impacto humano prehispánico. Por tanto, entender cómo las sociedades pasadas pueden haber influido en la conformación de los paisajes modernos, resulta clave para comprender el papel de las sociedades actuales en la conformación de los paisajes futuros (Potter-Bolland *et al.*, 2008).

Grupos funcionales

La clasificación cualitativa de las especies en grupos funcionales indica estrategias similares para enfrentar las condiciones del ambiente, reflejadas en rasgos comunes del fenotipo (Fonseca y Ganade, 2001; Flynn *et al.*, 2009; Laliberté *et al.*, 2010; Pakeman, 2011; Chalmandrier *et al.*, 2015). Podemos sugerir, por tanto, importantes similitudes ecológicas entre las especies identificadas, que se corresponden con las características comunes en ambientes áridos cuya limitante principal es el agua, ya que los atributos seleccionados tienen un efecto directo sobre la aptitud (*fitness*) de los organismos (Villéger *et al.*, 2010; Chalmandrier *et*

al., 2015). Sin embargo, casi inevitablemente, la definición de grupos funcionales puede significar la pérdida de valiosa información biológica sobre cada especie (Villéger *et al*., 2008; Flynn *et al*., 2009; Laliberté *et al*., 2010; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015); esto, aunado a que nuestra clasificación, como todas, depende de qué rasgos consideramos (Fonseca y Ganade, 2001), puede tener diferentes interpretaciones y, en consecuencia, importantes repercusiones para el estudio.

Relación de las abundancias de los grupos funcionales con el ambiente

La distribución y abundancia de las especies vegetales está también determinada por factores medioambientales, y por la variación espacial y temporal de los mismos (Levis *et al*., 2017), y las comunidades de bosques tropicales secos no son la excepción (Sagar *et al*., 2003). Según nuestros resultados, la presencia de especies de árboles caducifolios y la abundancia de los individuos, superó con creces a las especies perennifolias. Esto podría deberse a que las especies de las comunidades vegetales de hábitats áridos y semiáridos, entre sus adaptaciones para lograr sobrevivir a estas condiciones, pueden perder todo o parte de su follaje durante la estación seca (Arias *et al*., 2000; Camargo-Ricalde *et al*., 2002; Bolaños y González, 2015).

Los resultados indican también que en las ZPP y ZMP se registraron las mayores abundancias de especies arbóreas caducifolias; lo cual permite explicar los mayores valores del contenido de materia orgánica en el suelo. Bajo la cobertura de los árboles deciduos, las características fisicoquímicas del suelo son diferentes, pues la caída de sus hojas implica un aumento del contenido de materia orgánica en el suelo bajo su cobertura (Camargo-Ricalde *et al*., 2002). No obstante, cabría señalar además que las poblaciones humanas también pueden alterar las condiciones ambientales en los sitios que habitan. Por ejemplo, las construcciones pueden generar cambios en la calidad del suelo y la disponibilidad de nutrientes para las especies vegetales, lo que indudablemente influye en la presencia y abundancia de estas en los sitios de asentamientos y en sus alrededores (Levis *et al*., 2020). Sin embargo, el análisis de correspondencia canónica no mostró diferencias entre zo-

nas de acuerdo con los grupos funcionales definidos, lo que podría deberse a que se registraron valores similares en las variables relacionadas con la composición del suelo.

Diversidad funcional

Según los resultados de los análisis de componentes principales realizados para los valores de los atributos funcionales de las especies registradas en el cerro, el espacio funcional es similar en las tres zonas. El GF3, con fotosíntesis de tipo C4, mostró la menor riqueza de especies y la menor abundancia de individuos en el cerro, menor incluso que los GF1 y GF2, que presentan metabolismo C3. Esto resulta contradictorio por el hecho de que, en ambientes áridos, las especies comúnmente se caracterizan por realizar la fotosíntesis C4 o CAM (Raven y Edwards, 2001).

Los GF4 y GF5 están representados por especies con metabolismo CAM, principalmente por los agaves y los cactus, respectivamente. Además del metabolismo, otro rasgo que relaciona a estos grupos es la presencia de hojas o tallos suculentos, respectivamente. Castillo *et al.* (2007) han descrito la presencia marcada de flora suculenta como uno de los rasgos claves de las selvas bajas caducifolias. La presencia de estructuras suculentas representa una de las estrategias más importantes para la supervivencia y crecimiento de las especies en un ambiente fuertemente limitado por el agua (Castillo *et al.*, 2007).

Nuestros resultados podrían sugerir que las comunidades vegetales que describimos podrían estar estructuradas por especies funcionalmente redundantes, según la clasificación y caracterización funcional de las comunidades naturales sobre la base de la riqueza de especies y la equitatividad funcional, sugerida por Fonseca y Ganade (2001). Según los autores, comunidades ricas en especies y con una distribución relativamente equitativa del número de especies por grupo funcional, tienden a tener una mayor redundancia funcional (Fonseca y Ganade, 2001; Pakeman, 2011). No obstante, se requieren análisis más robustos que permitan describir con detalle la heterogeneidad funcional dentro de cada grupo funcional definido.

El análisis de la diversidad funcional mediante la estimación de índices de diversidad tiene la capacidad de examinar más detalladamente la relación entre las distintas especies presentes en la comunidad (Flynn *et al*., 2009). Los ANOVA de los índices de diversidad funcional estimados indican que no existen diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la diversidad de valores de los rasgos funcionales de las especies presentes entre las zonas. Esto podría deberse en cierta medida a los rasgos seleccionados y los índices estimados; probablemente analizar índices de diversidad funcional multidimensionales que tomen en cuenta rasgos de variación cuantitativa pudiese dilucidar mejor una diferenciación funcional significativa entre las zonas.

Los resultados del análisis funcional no coincidieron con los correspondientes al análisis taxonómico. Varios autores han reportado resultados similares tanto en plantas como animales (Fonseca y Ganade, 2001; Bellwood *et al*., 2002; 2006; Flynn *et al*., 2009; Villéger *et al*., 2010; Pakeman, 2011), y es que no necesariamente existe una relación directa entre la diversidad funcional y taxonómica, pues todos los atributos funcionales no siempre dependen de la filogenia (Villéger *et al*., 2010).

Por el contrario, otros autores sí han reportado diferencias significativas, tanto en la diversidad de especies como en la diversidad funcional, entre diferentes tratamientos de disturbio (Biswas y Mallik, 2010); e incluso, algunos consideran que la diversidad funcional y la especialización en los rasgos son más sensibles a la degradación y la modificación del hábitat que la propia diversidad taxonómica (Villéger *et al*., 2010). Por tal razón, cada vez más las causas de la pérdida global de la biodiversidad se circunscriben más a la pérdida de grupos funcionales que de especies por sí solas (Bellwood *et al*., 2002, 2006). En este sentido, varios trabajos han reportado que la intensificación en el uso del suelo generalmente provoca la disminución de la diversidad y la redundancia funcional (Flynn *et al*., 2009; Laliberté *et al*., 2010), lo que podría incrementar la vulnerabilidad de la comunidad de plantas y reducir su resiliencia ante futuras perturbaciones (Laliberté *et al*., 2010). No obstante, algunos trabajos sí han registrado picos en los valores de los índices de diversidad funcional bajo niveles

intermedios de disturbios (Biswas y Mallik, 2010; Pakeman, 2011), tal como lo encontrado por nosotros según los análisis de diversidad taxonómica.

Sin embargo, las diferentes interpretaciones a partir de los enfoques funcional y taxonómico resultan particularmente importantes desde el punto de vista conservacionista, pues los impactos humanos pueden tener diferentes consecuencias a distintos niveles (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Por ejemplo, una pérdida a nivel taxonómico no implica necesariamente una pérdida a nivel funcional, pues en las comunidades algunas especies juegan roles equivalentes (Fonseca y Ganade 2001; Laliberté *et al.*, 2010; Villéger *et al.*, 2010). Por otra parte, todas las especies no son igualmente vulnerables a un disturbio y, por tanto, podría sugerirse que la respuesta de una comunidad de plantas puede variar en función de la composición específica, de qué tan fuertes sean las interacciones entre sus especies y de si está compartimentada o no en grupos funcionales (Bisws y Mallik, 2010).

Conclusiones

Nuestros resultados sugieren que el impacto potencial de las poblaciones popolocas ancestrales podría, junto a otros disímiles factores, haber generado variaciones en la diversidad taxonómica en la selva baja caducifolia del cerro Cuthá, no así a nivel de la diversidad funcional, entre zonas establecidas bajo distintos niveles de intervención humana precolombina. De modo general, en toda el área muestreada aún se observa evidencia de asentamientos prehispánicos, con presencia de restos de construcciones, circunscritas a las zonas con mayores intensidades de perturbación, y restos de artefactos y herramientas, distribuidos por todos los transectos. Las comunidades definidas mostraron una alta redundancia funcional, compuestas por cinco grupos funcionales. Finalmente, y aunque no significativas, las variables ambientales registradas sugieren algunas relaciones entre las distribuciones de las abundancias de los grupos funcionales en las distintas zonas, en unos casos más claramente que en otros.

Agradecimiento

Extendemos un agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo brindado, y a los revisores del trabajo.

Referencias documentales

Arias, A.A., M.T. Valverde y J. Reyes. 2000. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. Instituto Nacional de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Bellwood, D.R., P.C. Wainwright, C.J. Fulton y A.S. Hoey. 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology*. 16: 557-562.

Bellwood, D.R., P.C. Wainwright, C.J. Fulton y A.S. Hoey. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society* 273: 101-107.

Biswas, S.P. y A.U. Mallik. 2010. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*. 91 (1): 28-35.

Bolaños, E.B. y J.A. González. 2015. Flora de Tehuacán: especies y modos de convivencia. Una mirada a la investigación del CREC-TEALC-México. Xalapa, Veracruz, México.

Bongers, F., L. Poorter, W.D. Hawthorne y D. Sheil. 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters*. 12: 798-805.

Bremer, K. y M.H.G. Gustafsson. 1997. East Gondwana ancestry of the sunflower alliance of families. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 94: 9188-9190.

Camargo-Ricalde, S.L., S.S. Dhillion y R. Grether. 2002. Community structure of endemic *Mimosa* species and environmental heterogeneity in a semiarid Mexican valley. *Journal of Vegetation Science*. 13 (5): 697-704.

Casanoves, F., L. Pla, J.A.D. Rienzo y S. Díaz. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. 2: 233-237.

Casas, A., F. Parra, J. Blancas, S. Rangel-Landa, M. Vallejo, C.J. Figueredo y A.I. Moreno-Calles. 2016. Origen de la domesticación y la agricultura: cómo y por qué. En Casas, A., J.T Guevara y F. Parra (Eds.) *Domesticación en el continente americano. Manejo de la biodiversidad y evolución dirigida por las culturas del Nuevo Mundo* Vol 1. (pp. 190-223) Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

Castellón-Huerta, B.R. 2006. *Cuthá: El cerro de la máscara: arqueología y etnicidad en el sur de Puebla.* Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.

Castillo, G.C., P.A. Dávila y J.A. Zavala-Hurtado. 2007. La selva baja caducifolia en una corriente de lava volcánica en el centro de Veracruz: lista florística de la flora vascular. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 77-104.

Clement, C.R., C. Levis, J. Franco-Moraes y A.B. Junqueira. 2020. *Domesticated Nature: The Culturally Constructed Niche of Humanity*. Participatory Biodiversity Conservation. 35-51.

Connell, J.H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science. New Series.* 199: (4335): 1302-1310.

Córdova-Tapia, F. y L. Zambrano. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas*. 24 (3): 78-87.

Chalmandrier, L., T. Münkemüller, S. Lavergne y W. Thuiller. 2015. Effects of species similarily and dominance of the functional and phylogenetic structure of a plant meta-community. *Ecology.* 96 (1): 143-153.

Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. *Capital natural de México*. 1: 87-108.

Dávila, P. y R. Lira-Saade. 2002. *La flora útil de dos comunidades indígenas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: Coxcatlán y Zapotitlán de las Salinas, Puebla*. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. T015. Ciudad de México.

Dávila, P., M.C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation.* 11: 421-442.

Devictor, V., R. Julliard y F. Jiguet. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*. 117 (4): 507-514.

Flynn, D.F.B., M. Gogol-Prokurat, T. Nogeire, N. Molinari, B.T. Richers, B.B. Lin, N. Simpson, M.M. Mayfield y F. DeClerck. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*. 12: 22–33.

Fonseca, C.R. y G. Ganade. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*. 89: 118-125.

Gallardo, J.A.C., J.A. Meave y E.A.P. García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Mizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 76: 19-35.

Gámez, A.E. 2001. *Popolocas. Pueblos indígenas del México contemporáneo*. Comisión Nacional para el desarrollo de los pueblos indígenas.

Herendeen, P.S., W.L. Crepet, y D.L. Dilcher. 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. En Herendeen, P.S. y Dilcher, D.L. (Eds.) *Advances in Legume Systematics, part 4, the fossil record* (pp 303-316). Royal Botanic Gardens, Kew, UK

Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*. 29: 151-154.

Kovach Computing Services. 2012. Multi-Variate Statistical Package. ver. 3.21

Kraft, N.J. y D.D. Ackerly. 2014. Assembly of Plant Communities. *Ecology and the Environment. The Plant Sciences*. 8: 67-88.

Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology* (Benjamin Cummings/Addison-Wesley Educational Publishers Inc.: Menlo Park, CA.). 294-297.

Laliberté, E., J.A. Wells, F. DeClerck, D.J. Metcalfe, C.P. Catterall, C. Queiroz y colaboradores. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*. 13: 76–86.

Leigh, E. 1965. On a relation between the productivity biomass, stability and diversity of a community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. USA. 53: 777–783.

León, N. 1905. Los popolocas. *Conferencia del Museo Nacional. Sección de Etnobiología. No. 1.* Imprenta del Museo Nacional. México. 28 pp.

Levis, C., F.R. Costa, F. Bongers, M. Peña-Claros, C.R. Clement, A.B. Junqueira, ... y C.V. Castilho. 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science*. 355 (6328): 925-931.

Levis C., M. Peña-Claros, C.R. Clement, F.R.C. Costa, R.P. Alves, M.J. Ferreira, C.G. Figueiredo F. Bongers. 2020. Pre-Columbian soil fertilization and current management maintain food resource availability in old-growth Amazonian forests. *Plant and Soil*. 1-20.

Lortie, C. J., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F.I. Pugnaire y R.M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. Oikos. 107 (2): 433-438.

MacArthur, R.H. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*. 36: 533–536.

MacAuliffe, J.R. 2001. Pre-columbian soil erosion, persistent ecological changes, and a collapse of a subsistence agricultural economy in semi-arid Tehuacán Valley, Mexico´s "Cradle of Maize". *Journal of Arid Environments*. 47: 47-75.

MacNeish, R.S., D.S. Byers y colaboradores. 1967. The prehistory of the Tehuacan Valley Vol. I Environment and Subsistence. Published for the Robert S. Peabody Foundation, Phillips Academy, Andover. University of Texas Press. 331 pp.

Martorell, C. y E.M. Peters. 2008. Disturbance-Response Analysis: a method for rapid assessment of the threat to species in disturbed areas. *Conservation Biology*. 23 (2): 377-387.

McCune, B., y M.J. Mefford. 2006. PC-ORD 5.0. Multivariate analysis of ecological data. Gleneden Beach, Oregon, USA.

Meave, J.A., M.A. Romero-Romero, S.H. Salas-Morales, E.A. Pérez-García y J.A. Gallardo-Cruz. 2012. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas*. 21 (1-2): 85-100.

Miranda, F. y E. Hernández X. 2014. *Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Edición conmemorativa 1963-2013.* Sociedad Botánica de México- CONABIO- Fondo de Cultura Económica. México. 220 pp.

Molino, J.F. y D. Sabatier. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science.* 294: 1702-1704.

Osorio-Beristáin, O., A. Valiente-Banuet, P. Dávila y R. Medina. 1996. Types of vegetation and β diversity at the Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, Mexico. *Botanical Sciences*. 59: 35-58.

Øyvind Hammer, D.A.T.H. y P.D. Ryan. 2018. PAST-PAlaentological Statistics. ver. 3.2. http://folk.uio.no/ohammer/past.

Pakeman, R.J. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology*. 99: 1143-1151.

Petchey, O.L. y K.J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*. 9: 741-758.

Porter-Bolland, L., M.C. Sánchez González y E.A. Ellis. 2008. La conformación del paisaje y el aprovechamiento de los recursos naturales por las comunidades mayas de La Montaña, Hopelchén, Campeche. *Investigaciones geográficas*. 66: 65-80.

Rahel, F.J. 1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *American Naturalist.* 136 (3): 328-344.

Ramos, M.V., I.R. Ramírez, A.C. Fernández, A.R. González y J.G. López-Sánchez. 2018. Cambios en la distribución de sistemas agroforestales en el paisaje del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Revista Ecosistemas*. 27 (3): 96-105.

Raven, J. A. y D. Edwards. 2001. Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance. *Journal of Experimental Botany*. 52 (90001): 381-401.

Rendón-Sandoval, F.J., A. Casas, A.I. Moreno-Calles, I. Torres-García y E. García-Frapolli. 2020. Traditional Agroforestry Systems and Conservation of Native Plant Diversity of Seasonally Dry Tropical Forests. *Sustainability*. 12 (11): 4600. doi:10.3390/su12114600.

Reynolds, J.F., R.A. Virginia, P.R. Kemp, A.G. de Soyza y D.C. Tremmel. 1999. Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs.* 69 (1): 69-106.

Roxburgh, S.H., K. Shea y B. Wilson. 2004. The Intermediate Disturbance Hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology.* 85 (2): 395-371.

Sagar, R., A.S. Raghubanshi y J.S. Singh. 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management.* 186: 61-71.

Sheil, D. y D.F.R.P. Burslem. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution.* 18 (1): 18-26.

Smith Jr., C.E. 1967. Plant remains. En Byers, D.S. (Ed.) *The prehistory of the Tehuacan Valley*. Vol. I. *Environment and subsistence.* (pp. 220-225). University of Texas Press. Austin, TX

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 2001. *Biometry. W.H. Freeman*. New York. 3rd edition. 859 pp.

SPSS Inc. 2010. GPL Reference Guide for IBM SPSS Statistics. Estados Unidos. ver. 19

StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system) ver. 8.0 www.statsoft.com

Téllez, O., M. Reyes, P. Dávila, K. Gutiérrez, O. Téllez, R. Álvarez, A. González, I. Rosas, M. Ayala, M. Hernández, M. Murquía y U. Guzmán. 2008. *Guía ecoturística. Las plantas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Millennium Seed Bank Project Kew*. 54 pp.

The R Core Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing. ver. 3.4

Townsend, C.R., M.R. Scarsbrook y S. Dolédec. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia and biodiversity in streams. *Limnol. Oceanogr.* 42 (5): 938-949.

Valiente-Banuet, A., P. Dávila, A. Casas, M.C. Arizmendi y J. Ortega-Ramírez. 2006. Diversidad biológica y desarrollo sustentable en la Reserva de la Biosfera Teguacán-Cuicatlán. En Oyama, K. y Castillo, A. (Eds.) Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Perspectivas desde la investigación científica. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. pp. 248-277

Valiente-Banuet, A., P. Dávila, A. Casas, M.C. Arizmendi y J. Ortega-Ramírez. 2006ª. Diversidad biológica y desarrollo sustentable en

la Reserva de la Biosfera Tehuacán -Cuicatlán. En Oyama, K. y Castillo, A. (Eds.) Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Perspectivas desde la investigación científica. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. pp. 248-277

Valiente-Banuet, A., L. Solís, P. Dávila, M.A. del Coro, C.P. Silva, J. Ortega-Ramírez, J.C. Treviño, S. Rangel-Landa y A. Casas. 2009. *Guía de la vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán.* Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.

Vandermeer, J., I. Granzow de la Cerda, I. Perfecto, D. Boucher, J. Ruiz y A. Kaufmann. 2004. Multiple basins of attraction in a tropical forest: evidence for nonequilibrium community structure. *Ecology*. 85: 575-579.

Vázquez, J.A. y T.H. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*. 86: 999-1020.

Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México.* 50: 135-149.

Villéger, S., N.W.H. Mason y D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in Functional Ecology. *Ecology*. 89 (8): 2290-2301.

Villéger, S., J.R. Miranda, D.F. Hernández y D. Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications.* 20 (6): 1512-1522.

Vite, F., J.A. Zavala-Hurtado, M.A. Armella y M.D. García. 1992. Regionalización y caracterización macroclimática del matorral xerófilo. Superficies de respuesta a variables climáticas de once géneros de plantas característicos de este tipo de vegetación. Carta escala. 1 (8): 000.

Wallace, R. S. 1995. Molecular systematic study of the Cactaceae: Using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. *Bradleya.* 13: 1-12.

Wallace, R. S. y A. C. Gibson. 2002. Evolution and systematics. En Nobel, P.S (Ed.) *Cacti: Biology and Uses*. Berkeley. pp 1-21

Weller, S.A. 2010. *Plantas de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Vol.I Especies de Puebla.* United States Agency International Development, Peace Corps México.

Weller, SA. 2010. Plantas de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.Vol. II Oaxaca y otras especies de Puebla. United States Agency International Development, Peace Corps México.

Zavala-Hurtado, J.A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biótica*. *7*: 99-120.

Zavala-Hurtado, J.A., P.L. Valverde, F. Díaz-Solís, F. Vite y E. Portilla. 1996. Vegetation-environment relationships based on a life-forms classification in a semiarid region of Tropical Mexico. *Revista de Biología Tropical.* 44 (2): 581-590.

Zavala-Hurtado, J.A., G.H. Ortega, M.A. Pérez, V. Guerra, M.E. Hernández, L. Macías, F. Catalán, J.M. García, E. González, B. Miranda y M. Barrios. 1999. Estudio de caracterización y diagnóstico del área propuesta como Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y Dirección de Áreas Naturales Protegidas del Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP. 132 pp.

Zavala, J.A., M.C. Herrera y G. Hernández. 2015. Proyecto Dinámica de comunidades naturales en un ecosistema semiárido del trópico mexicano. Un enfoque metacomunitario y de ecología de las invasiones. Documento interno. Departamento de Biología, DCBS. UAM, México. 31 pp.

Zizumbo, D.V. y P.C. García. 2008. El origen de la agricultura, la domesticación de plantas y el establecimiento de corredores biológico-culturales en Mesoamérica. *Revista de Geografía Agrícola.* 41: 85-113.

Capítulo 3

Análisis dendroclimático de *Abies hickelii* en la Sierra Sur de Oaxaca, México

Martín Aquino Ramírez[1,2], José Villanueva Díaz[3],
Haidie Lissette Hervert Zamora[4] y Alejandro Velázquez Martínez[5*]

Resumen

La información sobre la variabilidad del crecimiento radial en los árboles de alta montaña es fundamental para mejorar las predicciones de las respuestas de los ecosistemas forestales al cambio climático. El objetivo de este estudio fue desarrollar la primera cronología de ancho de anillo total de *Abies hickelii* Flous y Gaussen en la Sierra Sur de Oaxaca, México, además de analizar la influencia de la temperatura y precipitación en el crecimiento de los anillos para evaluar su potencial en reconstrucciones climáticas. Se generó una cronología de

[1] Egresado del Doctorado en Ciencias Forestales, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. México. ramirez.aquino@inifap.gob.mx
[2] Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, CIRSE, C.E. Edzná. Campeche, México.
[3] Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, CENID-RASPA, Gómez Palacio, Durango, México. villanueva.jose@inifap.gob.mx
[4] Universidad Politécnica de Texcoco, San Miguel Coatlinchán, Estado de México, México. hhervert@gmail.com
[5] Colegio de Postgraduados, Ciencias Forestales, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.
*Autor para correspondencia: alejvela@colpos.mx

índice de ancho de anillo con una longitud de 205 años (1811-2015). El análisis de correlación mostró una relación directa entre la cronología residual con la precipitación de invierno-primavera (abril-mayo) ($r= 0.4635$, $p< 0.05$) y una relación indirecta con la temperatura mínima de invierno (diciembre-enero) ($r= -0.1916$, $p< 0.05$). Los resultados obtenidos contribuyen a la comprensión de cómo la variabilidad climática puede afectar el crecimiento radial, así mismo, demuestran la importancia de esta especie para reconstruir las variaciones climáticas en los bosques de alta montaña en el sur de México.

Palabras clave: ancho de anillo, crecimiento radial, dendrocronología, señal climática.

Introducción

En los últimos años, la investigación ambiental se ha centrado cada vez más en cuantificar y pronosticar los impactos del cambio climático en los ecosistemas forestales, por lo que la demanda de información a gran escala y a largo plazo sobre el crecimiento de árboles y el clima, más allá de la disponibilidad de los datos instrumentales está aumentando rápidamente (Babst *et al*., 2018). Los árboles, como organismos de larga vida, registran información ecológicamente relevante en sus anillos anuales por tal razón, son reservorios indirectos para el estudio de los cambios globales durante los últimos siglos o incluso milenios (Trouet *et al*., 2009; Fonti *et al*., 2010; Zhang, 2015). La dendrocronología como disciplina ha sido utilizada para registrar la variabilidad ambiental en la estructura de la madera de los árboles que crecen en climas estacionales, así como en las latitudes medias y altas, y en algunos árboles tropicales que crecen en ambientes con una pronunciada estación húmeda o seca (Speer, 2009).

El ancho de anillo del árbol como indicador del crecimiento radial de los árboles, ha demostrado estar fuertemente influenciado por las condiciones ambientales, especialmente cuando la temperatura o la precipitación, limitan el crecimiento del árbol (Wang *et al*., 2013). La medición de los patrones de crecimiento secundario son el principal recurso para proporcionar información retrospectiva sobre el creci-

miento de árboles en diferentes gradientes ambientales y en escalas de tiempo (Babst *et al.*, 2018). Los anillos de los árboles han sido utilizados como una herramienta eficiente, no solo para reconstruir las condiciones climáticas del pasado, sino también para evaluar los impactos de los cambios climáticos en la productividad forestal, la dinámica de la vegetación, la diversidad de plantas y la riqueza de especies (Thuiller *et al.*, 2005; Kwiaton y Wang, 2015).

Los bosques que se desarrollan en los límites de su distribución con frecuencia presentan una mayor sensibilidad del crecimiento radial a la variabilidad climática local y a las tendencias climáticas a largo plazo, respondiendo de manera diferente a lo largo de los gradientes ambientales (Fritts, 1976; Macias *et al.*, 2006; Linares, 2009; Panthi *et al.*, 2018). En regiones de alta montaña, generalmente el crecimiento radial de los árboles es controlado por la temperatura, y se ha encontrado que, tanto la temperatura en la estación de crecimiento, como la temperatura invernal del año previo, son factores importantes en el crecimiento de los árboles (Elliott, 2012; Zhang *et al.*, 2012). Sin embargo, algunos estudios han documentado que la humedad en la estación de crecimiento también puede influir en el incremento radial de los árboles de los bosques de alta elevación (Morales *et al.*, 2004; Liang *et al.*, 2014). De manera que, una mejor comprensión de las relaciones climáticas con el crecimiento de los árboles de alta montaña es muy importante para las proyecciones del crecimiento en el futuro y la evaluación de los impactos del cambio climático.

El oyamel Hickelii (*Abies hickelii* Flous & Gaussen) es una especie nativa que crece en el sur de México, con una distribución muy limitada a pocos rodales localizados en las altas montañas fragmentadas y aisladas del este del Eje Neovolcánico Transversal y en la Sierra Madre del Sur en los estados de Guerrero, Puebla, Veracruz, Oaxaca y Chiapas en México (Farjon, 1990; Farjon, 2013). Esta especie de oyamel crece alrededor desde 2 500 hasta 3 000 m.s.n.m. en ambientes más mésicos que en las elevaciones superiores y, de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana NOM-059 SEMARNAT 2010 y a la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN (The International Union for Conservation of Nature, por sus siglas en inglés), está catalogada como en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010; Farjon, 2013).

La persistencia de los bosques de *A. hickelii* en México se ve amenazada por el aumento de las actividades antropogénicas, como el cambio del uso del suelo, la sobreexplotación, el pastoreo y los incendios forestales. Asimismo, debido a la alteración de los patrones de temperatura y precipitación, por efecto de cambio climático y de acuerdo con los modelos de circulación general bajo distintos escenarios de emisiones, se ha sugerido que las poblaciones de esta especie en México experimentarán una reducción del área de distribución desde el 50 hasta el 79 % de la superficie potencial (0.29 x 10^6 ha) (Gutiérrez y Trejo, 2014). Sin embargo, la influencia climática en el crecimiento radial de *A. hickelii* en los bosques de alta montaña es desconocida, por lo que resulta importante generar información para comprender mejor y predecir la respuesta de esta especie al cambio climático.

En México, los estudios dendrocronológicos del oyamel Hickelii son escasos, y solo un estudio ha sido realizado en la región del sur con un resultado no exitoso. Naylor (1971) analizó el potencial dendrocronológico de *A. hickelii* en la costa de Oaxaca encontrando que los anillos de los árboles muestreados fueron muy complacientes y no mostraron una sensibilidad a la variabilidad ambiental. Por lo tanto, los objetivos de este estudio fueron: *(i)* evaluar el potencial dendroclimático e *(ii)* identificar los principales factores climáticos que afectan el crecimiento del ancho de anillo de *A. hickelii* en las altas montañas de la Sierra Sur de Oaxaca, México.

Material y método

Área de estudio

El estudio se realizó en los bosques de alta montaña en la Sierra Sur de Oaxaca, en el sur de México. Los sitios de estudio están ubicados en la localidad de San Pedro Leapi del municipio de San Carlos Yautepec y en San Juan Ozolotepec, en el estado de Oaxaca (figura 1). Los dos sitios de *A. hickelii* crecen en cañadas orientadas al norte dentro de un intervalo altitudinal de 3200 a 3400 m. El clima es semifrío, subhúmedo con verano fresco largo Cb’ (w2) (García, 1998), registrándose una temperatura

media anual de 14.4 °C (desde 1961 hasta 2011). El mes más frío es enero con un promedio 7.2 °C y el mes más cálido abril con un promedio de 22.2 °C. La precipitación total anual promedio es de 1 225.4 mm, de los cuales aproximadamente el 73 % ocurre en verano (junio y septiembre) y el 2.3 % de lluvia invernal del total anual (figura 2). El tipo de suelo en los dos sitios de muestreo es acrisol húmico (INEGI, 2010).

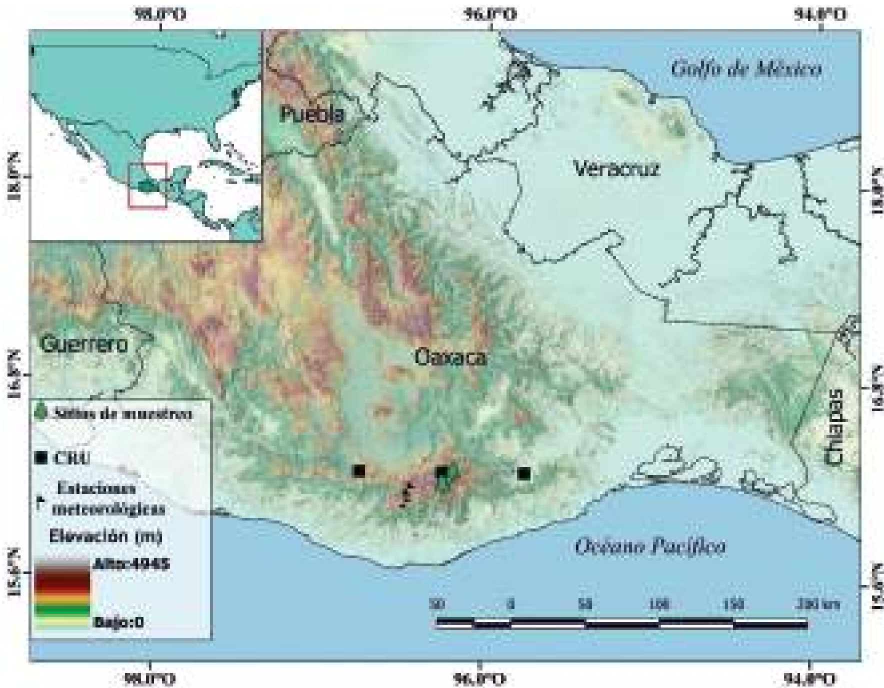


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo de *Abies hickelii*, estaciones meteorológicas y puntos de la cuadrícula de la unidad de investigación climática (CRU) en la Sierra Sur de Oaxaca, México.

Desarrollo de la cronología

En cada sitio de muestreo, se extrajeron de dos a tres núcleos por árbol con la ayuda de un taladro Pressler marca Haglöf Sweden de 12 mm de diámetro. Los núcleos fueron etiquetados y transportados al Laborato-

rio de Dendrocronología del CENID-RASPA INIFAP en Gómez Palacio, Durango México. Las muestras se secaron al aire libre y montadas en soportes de madera, posteriormente, las superficies de las muestras fueron lijadas utilizando papel de lija de grano de 120 a 1 200 para mejorar la visibilidad de los límites de crecimiento de los anillos anuales. El fechado de los anillos se realizó utilizando técnicas dendrocronológicas estándar (Stokes y Smiley, 1968; Swetnam, 1985), y la medición del ancho de cada anillo anual, con un sistema de medición Velmex y precisión de 0.001 mm. La verificación del fechado y de la medición se realizó en el programa COFECHA (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001). Cada serie de ancho de anillo medido fue estandarizada ajustando una curva flexible *spline* de 20 años dependiente de la edad para eliminar las tendencias biológicas, así como cualquier otra variación de baja frecuencia debida a la dinámica del rodal, al mismo tiempo que se conserven las señales climáticas que influyen en el crecimiento del árbol (Cook y Kairiukstis, 1990). Este procedimiento se realizó utilizando el programa ARSTAN (Cook y Krusic, 2005). La cronología final se desarrolló utilizando una media robusta "doblemente-ponderada" para promediar todas las series individuales de índices de ancho de anillo y minimizar los impactos de los valores atípicos (Cook y Kairiukstis, 1990). A partir de la alta correlación entre las series de ancho de anillo de los dos sitios se desarrolló una cronología residual, con la que se elimina cualquier efecto de autocorrelación y mejora las señales comunes.

La correlación promedio entre las series (R_{bar}), la señal de población expresada (EPS) (Wigley *et al.*, 1984), y las medidas de intensidad de la señal común de las cronologías fueron calculadas en ventanas móviles de 30 años y una superposición de 15 años. El EPS se usó para identificar el período durante el cual, los datos disponibles de la serie de tiempo de los anillos del árbol tienen una señal lo suficientemente robusta como para capturar un alto porcentaje de la señal de los anillos de la población común en un sitio (Wigley *et al.*, 1984). Un valor de EPS de 0.85 es considerado como un umbral para determinar la parte de la cronología que tiene una intensidad de señal común aceptable capturada por una profundidad de muestra adecuada (Cook y Kairiukstis, 1990; Wigley *et al.*, 1984),

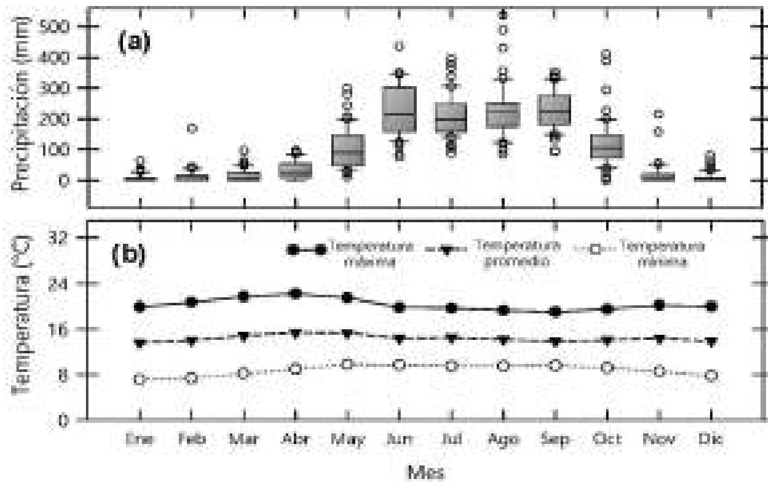


Figura 2. Diagrama climático del área de estudio. a) Distribución de la precipitación y b) temperatura mínima, promedio y máxima durante el período de 1961-2011.

Datos climáticos

Para investigar la influencia del clima local en el crecimiento de oyamel hickelii se compararon los índices de ancho de anillo con los datos mensuales de precipitación y temperatura (mínima, promedio, máxima) derivados de la red de estaciones climatológicas de México (SMN, 2019) y del programa Extractor Rápido de Información Climatológica (ERIC) para el período de 1961-2013 (IMTA, 2013). Las estaciones seleccionadas fueron San Miguel Suchixtepec (N 16.09°, W 96.46°, 2453 msnm) y San Mateo Río Hondo (N 16.13°, W 96.44°, 2226 msnm) (Figura 1, Cuadro 1).

Cuadro 1. Información de las estaciones meteorológicas utilizadas para los análisis de correlación.

Nombre de la estación	Elevación (msnm)	Latitud (° N)	Longitud (° O)	Intervalo de temperatura	Intervalo de precipitación
Suchixtepec	2453	16.09	96.46	1961-2010	1961-2011
Rio Hondo	2226	16.13	96.44	1980-2008	1980-2008

Los datos climáticos regionales de temperatura y precipitación que abarcan el periodo desde 1960 hasta 2015 se extrajeron del conjunto de datos de la Unidad de Investigación del Clima (CRU) TS 4.01 con una resolución espacial de 0. 5° (Harris *et al*., 2014). El conjunto de datos CRU es una interpolación de información de estaciones meteorológicas cercanas, sin embargo, las observaciones más extensas en la región no comenzaron hasta después de la década de 1960, por lo que se decidió utilizar los datos después de esta década. Los puntos de la cuadrícula del CRU (N 16.25°, 96.75° W; N 16.25°, W 96.25° y N 16.25°, W 95.75°) más cercanos a los dos sitios de muestreo fueron promediados y utilizados en este estudio.

Análisis estadísticos

Las relaciones entre las variaciones interanuales de los índices de crecimiento del oyamel hickelii y el clima, se calcularon utilizando funciones de correlación (Fritts, 1976; Holmes, 1999). Los registros locales y regionales mensuales del clima fueron analizados en una ventana de 24 meses de crecimiento desde enero del año previo (t-1) a diciembre del año actual (t) para el periodo de 1961-2010, teniendo en cuenta que el crecimiento radial con frecuencia exhibe una influencia con las condiciones climáticas un año antes de la formación de un anillo anual (Fritts, 1976). Las funciones de correlación mensual fueron obtenidas con los paquetes bootRes (Zang y Biondi, 2013) y treeclim (Zang y Biondi, 2015) del software estadístico R versión 3.8.1 (R Core Team, 2018), los cuales permitieron calcular intervalos de confianza para la significancia estadística de los coeficientes de correlación con base a 1 000 muestras aleatorias con reemplazo a un nivel de confianza del 95 %. La correlación estacional fue analizada utilizando la función Seascorr incluida en el paquete Treeclim (Zang y Biondi, 2015).

Resultados

La cronología residual generada de *A. hickelii* en la Sierra Sur de Oaxaca se basó en 60 series de 30 árboles. El ancho promedio de los anillos de los árboles fue de 1.7 ± 0.63 mm. La longitud media del conjunto de series de anillos fue de 166 años. La cronología residual desarrollada abarca desde 1

765 hasta 2015, su parte confiable inicia en 1810 con más de 12 series disponibles (figura 3). Los años que mostraron un mayor crecimiento radial con un índice de ancho de anillo mayor fueron 1907, 1921, 1943, 1950, 1 972, 1985, 1996-1997, 2000 y 2015, mientras que los de menor crecimiento fueron 1811, 1878, 1933, 1941, 1964, 1973, 1977, 1998 y 2006.

La cronología de oyamel hickelii presentó correlación entre series de 0.55 y sensibilidad media de 0.27 y autocorrelación de primer orden de 0.47. El valor del EPS promedio fue de 0.92, superior al umbral de 0.85 a partir del año 1820 indicando un buen desempeño de la cronología para estudios dendroclimáticos (Wigley *et al*., 1984). La coherencia en el crecimiento del ancho del anillo entre árboles y radios es claramente evidente y, como resultado, la correlación media (Rbar) obtenida entre todos los radios fue de 0.32 (figura 3). Los estadísticos obtenidos revelan una cronología de buena calidad y señal común entre los árboles.

La cronología residual de anillo residual mostró una mayor correlación con precipitación, que con temperatura. Correlaciones positivas significativas ($p< 0.05$) fueron encontradas entre el crecimiento del árbol y la precipitación mensual de marzo, abril y mayo del año en curso (figura 4a), así como correlacionadas negativamente con la temperatura máxima de abril y mayo durante la temporada de crecimiento (figura 4b). La temperatura mínima de los meses de diciembre del año previo y enero del año actual mostraron una influencia negativa en el crecimiento del ancho de anillo (figura 4c). La correlación estacional más alta fue obtenida entre la cronología residual y la precipitación acumulada de febrero-abril ($r= 0.4635$, $p< 0.05$). En cambio, correlaciones negativas fueron observadas entre el crecimiento radial y la temperatura máxima de abril-mayo ($r= -0.1835$, $p< 0.05$), la temperatura mínima de diciembre-enero ($r= -0.1916$, $p< 0.05$) y la temperatura promedio de octubre-mayo ($r = -0.1225$, $p< 0.05$) (figura 4).

A escala regional, el crecimiento del ancho de anillo de *A. hickelii* mostró una influencia positiva con la precipitación estacional de agosto del año previo a junio del año actual de crecimiento ($r= 0.3822$, $p< 0.05$), pero negativamente con la temperatura mínima de octubre a diciembre del año previo ($r= - 0.3134$, $p< 0.05$). La temperatura máxima y temperatura promedio anual (mayo previo año a mayo del año actual) influyeron negativamente en el crecimiento radial ($r = -0.2759$ y $r = -0.2630$, $p< 0.05$) (figura 5).

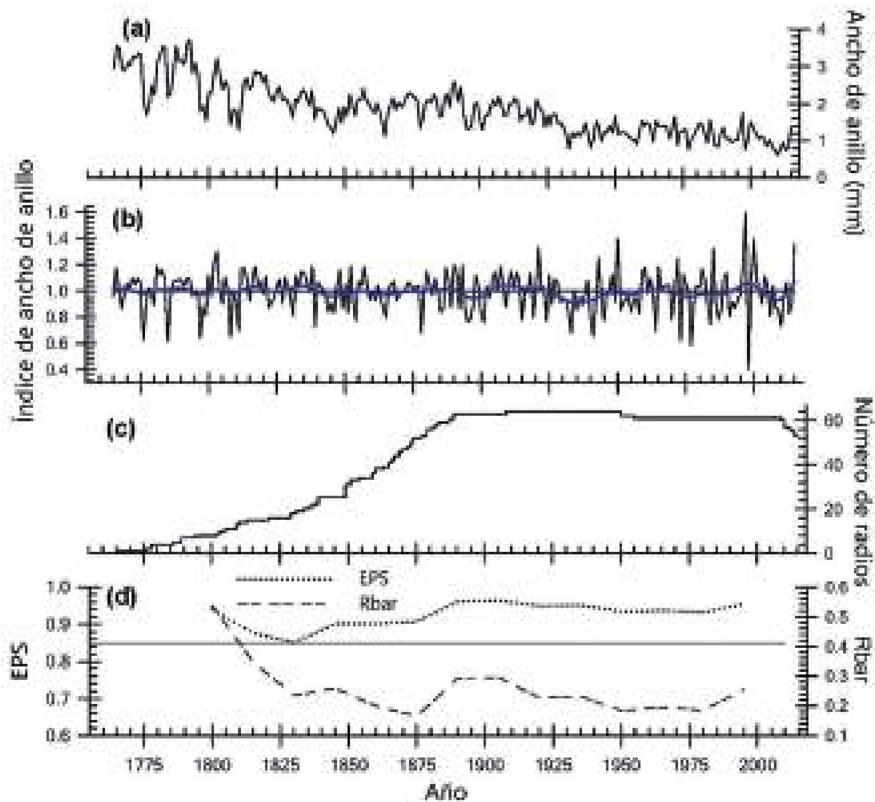


Figura 3. a) Series de crecimiento de ancho de anillo promedio de *Abies hickelii* en el sur de México, b) cronología residual de anillo total, c) número de radios utilizados y d) estadísticos EPS y Rbar en ventanas móviles de 30 años y superposición de 15 años.

Discusión

La intercorrelación y sensibilidad obtenida en este estudio fue similar a los obtenidos en otros estudios dendrocronológicos de coníferas en México, por ejemplo, en *Pinus oocarpa* Shiede ex Schltdl. (0.50, 28) (López-Hernández *et al*., 2018), *P. cembroides* Zucc. (0.51, 0.22) (Carlon *et al*., 2018) y *P. hartwegii* Lindl. (0.5, 0.32) (Astudillo-Sánchez *et al*., 2016); así como en estudios previos de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham. (0.47-0.54, 0.26-0.32) (Cerano *et al*. 2014; Carlón *et al*., 2016). Sin embargo, el estudio

realizado por Naylor (1971) en la costa de Oaxaca para *A. hickelii* no obtuvo resultados satisfactorios debido a problemas en el fechado, ya que los anillos de la especie no mostraron una sensibilidad a la variabilidad ambiental, esto probablemente por el número limitado de muestras que no permiten la representatividad del crecimiento del árbol (Therrell *et al.*, 2006), así como también, a que los sitios de muestreo no fueron lo suficientemente sensibles a los cambios ambientales (Fritts, 1976).

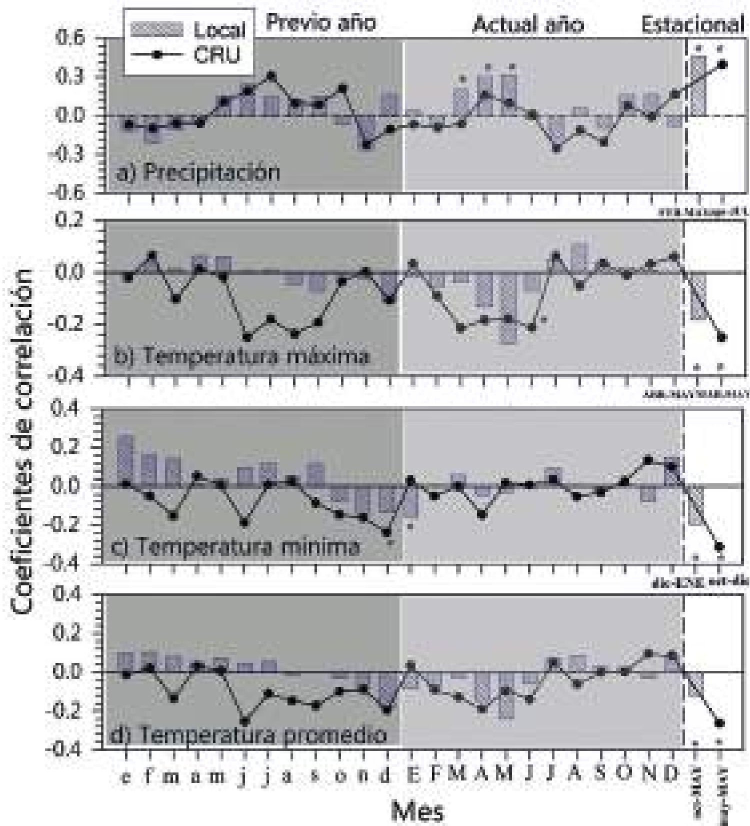


Figura 4. Coeficientes de correlación entre variables climáticas locales y regionales (CRU TS4) con la cronología de ancho de anillo de *Abies hickelii* para el periodo de 1961-2010 en la Sierra Sur de Oaxaca, México. Las letras en minúsculas indican los meses del año previo y las letras mayúsculas indican los meses del actual año. Los asteriscos muestran coeficientes de correlación significativos ($p< 0.05$).

Generalmente, en el crecimiento de los árboles que se desarrollan en altitudes elevadas y cerca de sus límites de distribución natural, el factor limitante es la temperatura (Sohar *et al*., 2016). Sin embargo, en este estudio, el principal factor limitante en el crecimiento del ancho de anillo de *A. hickelii* es la precipitación de invierno-primavera. Estos resultados son similares a los obtenidos en *P. hartwegii*, conífera que se desarrolla en las altas montañas del centro de México, donde el crecimiento está influenciado fuertemente por la precipitación de invierno-primavera (Villanueva-Díaz *et al*., 2015; Astudillo-Sánchez *et al*., 2016). De igual manera, este comportamiento ha sido registrado en los bosques de *A. religiosa* en Michoacán, México (Huante *et al*., 1991; Cerano *et al*., 2014; Carlón *et al*., 2016), indicando que este patrón de crecimiento es una característica a gran escala regional en el país. Un año con alta precipitación estacional febrero-abril, favorecerá el crecimiento radial por su influencia directa en la disponibilidad de humedad del suelo, compensando así la pérdida de agua por el proceso de evapotranspiración (Li *et al*., 2006) y un aumento en la temperatura durante la estación de primavera incrementaría la evapotranspiración y disminuiría la humedad del suelo, limitando así el crecimiento radial (Dawadi *et al*., 2013; Thapa *et al*., 2015). Por otro lado, un invierno frío puede reducir las actividades de raíz y brotes e incluso causarles daños, como la desecación por helada (Zhu *et al*., 2009; Shi *et al*., 2010), además puede retrasar el comienzo de la temporada de crecimiento y, por lo tanto, causar un crecimiento reducido (Karlsen *et al*., 2007).

Conclusiones

En este estudio, se demostró la factibilidad del fechado de los anillos de crecimiento anual y se desarrolló la primera cronología de anillo total de *Abies hickelii* en México, con una longitud de 205 años (1811-2015). La variación en el crecimiento del ancho de anillo está influenciada principalmente por los siguientes factores limitantes, el clima local, la precipitación de invierno-primavera y la temperatura mínima de invierno. Los estadísticos obtenidos para la cronología indican un adecuado potencial dendrocronológico, lo que sugiere que esta especie puede ser

útil para estudios de reconstrucción de datos climáticos y del historial de crecimiento a largo plazo, que ayudará en la conservación y el manejo sostenible de la especie en los bosques de alta montaña del sur de México.

Agradecimiento

Los autores agradecen a las autoridades del Comisariado de Bienes Comunales de San Pedro Leapi y San Juan Ozolotepec, Oaxaca por las facilidades otorgadas para la toma de muestras.

Referencias documentales

Astudillo, C., Villanueva J., Endara, A., Nava, G., Gómez, M. 2016. Climatic variability at the treeline of Monte Tlaloc, Mexico: A dendrochronological Approach. *Trees*, 31(2):441-453.

Babst, F., Bodesheim, P., Charney, N., Friend, A., Girardin, M., Klesse, S., Moore, D., Mahecha, D., Poulter, B., Evans, M., Dawson, A. 2018. When tree rings go global: challenges and opportunities for retro- and prospective Insight. Quaternary *Science Reviews*, 197(1):1-20.

Carlón A., Mendoza, M ., Pérez-Salicrup, D., Villanueva-Díaz, J., Lara, A. 2016. Climatic responses of *Pinus pseudostrobus* and *Abies religiosa* in the monarch butterfly biosphere reserve, central Mexico. *Dendrochronologia*, 38(1):103-116.

Carlon, C., Mendoza, M., Díaz, J., Li, Y. 2018. Climatic response of *Pinus cembroides* Zucc. radial growth in Sierra del Cubo, Guanajuato, Mexico., *Trees*, 32(5):1387-1399.

Cerano J., Díaz, J., Martínez, R., Selem, L., Caciano, R., De la Cruz, V. G. 2014. Reconstrucción de precipitación invierno-primavera para el Parque Nacional Pico de Tancítaro, Michoacán. Investigaciones Geográficas, *Boletín del Instituto de Geografía*, 2014(83):41-54.

Cook, E., Kairiukstis, L. 1990. Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences. Springer Science & Business Media.

Cook, E., Holmes R. 1999. Program ARSTAN-Chronology Development with Statistical Analysis (User's manual for program ARSTAN). Tucson, AZ: Laboratory of Tree-Ring Research, The University of Arizona.

Cook, E.R., Krusic, P.J. 2005. Program ARSTAN: A Tree-ring standardization program based on detrending and autoregressive time series modeling with interactive graphics. Lamont-Doherty Earth Observatory, Columbia University, Palisades, NY.

Dawadi, B., Liang, E., Tian, L., Devkota, L., Yao, T. 2013. Pre-monsoon precipitation signal in tree rings of timberline *Betula utilis* in the central Himalayas. *Quaternary International*, 283, 72-77.

Elliott, K., Miniat, C., Pederson, N., Laseter, S. (2015). Forest tree growth response to hydroclimate variability in the southern Appalachians. *Global Change Biology*, 21(12):4627-4641.

Farjon, A. 1990. Pinaceae: Drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Koelt Scientific Books, Königstein, Germany.

Farjon, A. 2013. *Abies hickelii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T42286A2969866. (Consultado el 10 julio 2019).

Fonti, P., von Arx, G., García, I., Eilmann, B., Sass, U., Gärtner, H., Eckstein, D. 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185(1):42-53.

Fritts, H. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London 567 pp.

García E. 1998. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México. 90 pp.

Grissino, H. 2001. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-ring Research*, 57(1):205–221.

Guitérrez, E., Trejo, I. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1):179-188.

Harris, I., Jones, P., Osborn, T., Lister, D. 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations–the CRU TS3. Dataset. *International Journal of Climatology*, 34(3):623-642.

Holmes, R. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 44(1):69-75.

Holmes, R. 1999. User's manual for program COFECHA. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona.

Huante, P., Rincón, E., Swetnam, T. 1991. Dendrochronology of *Abies religiosa* in Michoacan, Mexico. *Tree-Ring Bulletin*. 51(1):15-28.

IMTA (Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, MX). 2013. Extractor rápido de información climatológica III (ERIC). Morelos, México: Software, Jiutepec.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2010. Mapa de Edafología. Escala 1:250,000. México: INEGI.

Karlsen, S., Solheim, I., Beck, P., Høgda, K., Wielgolaski, F., Tømmervik, H. 2007. Variability of the start of the growing season in Fennoscandia, 1982–2002. *International Journal of Biometeorology*, 51(6), 513-524.

Kwiaton, M., Wang, J. R. 2015. Radial growth responses of four deciduous species to climate variables in central Ontario, Canada. *American Journal of Plant Sciences*, 6(14):2234.

Li, J., Gou, X., Cook, E., Chen, F. 2006. Tree-ring based drought reconstruction for the central Tien Shan area in northwest China. *Geophysical Research Letters*, 33(7).

Liang, E., Dawadi, B., Pederson, N., Eckstein, D. 2014. Is the growth of birch at the upper timberline in the Himalayas limited by moisture or by temperature? *Ecology*, 95(9):2453-2465.

Linares, J., Camarero, J., Carreira, J. 2009. Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18(4):485-497.

López M., Cerano J., Valencia S., Cornejo E., Villanueva J., Cervantes R., Esquivel G. 2018. Respuesta del crecimiento de *Pinus oocarpa* a variables climáticas en Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 66(4): 1580-1596.

Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J., Gutiérrez, E. 2006. Increasing aridity is enhancing silver fir *Abies alba* mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change*, 79(3-4):289-313.

Morales, M., Villalba, R., Grau, H., Paolini, L. 2004. Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. *Ecology*, 85(11):3080-3089.

Naylor, T. 1971. Dendrochronology in Oaxaca, Mexico: a preliminary study. *Tree-ring Bulletin*, 31(1):25-29.

Panthi, S., Bräuning, A., Zhou, Z., Fan, Z. 2018. Growth response of *Abies georgei* to climate increases with elevation in the central Hengduan Mountains, southwestern China. *Dendrochronologia*, 47(1):1-9.

R Development Core Team. 2018. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental – Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 2da Sección, 30 de diciembre de 2010.

Shi, J., Cook E., Lu H., Li J., Wright W., Li S. 2010. Tree-ring based winter temperature reconstruction for the lower reaches of the Yangtze River in southeast China. *Climate Research*, 41(2), 169-175.

SMN, (Servicio Meteorológico Nacional). 2019. Información Estadística Climatológica. Comisión Nacional del Agua. https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica (Consultado el 10 de febrero 2019)

Sohar K., Altman J., Lehečková E., Doležal J. 2016. Growth–climate relationships of Himalayan conifers along elevational and latitudinal gradients. *International Journal of Climatology*, 37(5):2593-2605.

Speer, J.H., 2010. Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press, Tucson, AZ, Tucson.

Stokes M., Smiley, T. 1968. An introduction to tree- ring dating. The University of Arizona Press, Tucson.

Swetnam, T. 1985. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. En: Agriculture Handbook, no. 639. Washington, DC: USDA Forest Service, Cooperative State Research Service, pp. 1-39.

Thapa, U., Shah, S., Gaire, N., Bhuju, D. 2015. Spring temperatures in the far-western Nepal Himalaya since AD 1640 reconstructed from *Picea smithiana* tree-ring widths. *Climate Dynamics*, 45(7-8), 2069-2081.

Therrell, M., Stahle, D., Ries, L., Shugart, H. 2006. Tree-ring reconstructed rainfall variability in Zimbabwe. *Climate Dynamics*, 26(7-8):677.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M., Sykes, M., Prentice, I. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23):8245-8250.

Trouet, V., Esper, J., Graham, N., Baker, A., Scourse, J., Frank, D. 2009. Persistent positive North Atlantic Oscillation mode dominated the medieval climate anomaly. *Science*, 324(5923):78-80.

Villanueva, J., Cerano J., Vázquez L., Stahle, D. Fulé, L., Yocom, O. Franco R., Ruiz J. 2015. Red dendrocronológica de pino de altura (*Pinus hartwegii* Lindl.) para estudios dendroclimáticos en el noreste y centro de México. Investigaciones Geográficas, *Boletín del Instituto de Geografía*, UNAM 86: 5-14.

Wang, H., Shao, X., Jiang, Y., Fang, X., Wu, S. 2013. The impacts of climate change on the radial growth of *Pinus koraiensis* along elevations of Changbai Mountain in northeastern China. *Forest Ecology and Management*, 289(1):333-340.

Wigley, T., Briffa, K., Jones, P.1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 23(2):201-213.

Zang, C., Biondi, F. 2013. Dendroclimatic calibration in R: the bootRes package for response and correlation function analysis. *Dendrochronologia*, 31(1):68-74.

Zang, C., Biondi, F. 2015. Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography*, 38 (4):431-436.

Zhang, W., Jiang, Y., Dong, M., Kang, M., Yang, H. 2012. Relationship between the radial growth of *Picea meyeri* and climate along elevations of the Luyashan Mountain in North-Central China. *Forest Ecology and Management*, 265 (1):142-149.

Zhang, Z. 2015. Tree-rings, a key ecological indicator of environment and climate change. Ecological indicators, 51(1):107-116.

Zhu, H., Fang, X., Shao, X., Yin, Z. 2009. Tree ring-based February–April temperature reconstruction for Changbai Mountain in Northeast China and its implication for East Asian winter monsoon. *Climate of the Past*, 5(4), 661-666.

Capítulo 4

Condiciones ambientales y su efecto en la distribución de dos poblaciones de Peltogyne mexicana del estado de Guerrero, México

Janet Vargas-Añorve[1*], Alfredo Méndez-Bahena[2], Rafael Germán Urbán-Lamadrid[3], Roberto Carlos Almazán-Núñez[4], Marlene Brito-Millán[5], Zitlali Solano-Díaz [1], Alfredo Amador-García[6]

Resumen

Peltogyne mexicana Martínez es un árbol de gran interés debido al uso comercial de su madera, así como por su particular distribución y estructura poblacional, por lo que está especie reúne rareza biogeográfica, rareza de hábitat y rareza demográfica. Su aprovechamiento forestal se realiza sin planes de manejo, aumentando la

[1] Maestría en Recursos Naturales y Ecología, Facultad de Ecología Marina, Universidad Autónoma de Guerrero, 39390 Acapulco, Guerrero, México.

[2] Laboratorio de Biología de la Conservación, Facultad de Ciencias Químico Biológicas. Universidad Autónoma de Guerrero, 39090 Chilpancingo de los Bravo, Guerrero, México.

[3] Laboratorio Integral de Fauna Silvestre, Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Guerrero, 39090 Chilpancingo de los Bravo, Guerrero, México.

[4] Instituto de Investigación Científica Área Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Guerrero, 39090 Chilpancingo de los Bravo, Guerrero, México.

[5] University of California Institute for Mexico and the United States (UC MEXUS), Facultad de Ciencias Químico- Biológicas, Universidad Autónoma de Guerrero, 39090 Chilpancingo de los Bravo, Guerrero, México.

[6] Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás Diego, 58004 Morelia, Michoacán, México.

[*] Autor para correspondencia:vargass0212@gmail.com Maestría en Recursos Naturales y Ecología.

vulnerabilidad de la especie y restringiendo su área de distribución y abundancia, ubicándola como *amenazada* en la NOM 059-SEMARNAT 2010. El conocimiento sobre las condiciones ambientales en la que se desarrolla es muy escaso, por lo que este trabajo comparó las variables abióticas como parámetros del relieve y el clima de parcelas de dos sitios contrastantes con presencia de *P. mexicana*. Se realizó la descripción física y biológica de las áreas de estudio utilizando cartas topográficas y temáticas de la plataforma del INEGI modificadas para generar una mirada espacio-temporal más detallada. Se modeló el comportamiento sobre el terreno de las variables ambientales con el programa Qgis (versión 2.18), relacionando patrones de variabilidad con la topografía, denominados en este estudio como las condiciones ambientales, creando mapas temáticos y analíticos. Las poblaciones de *P. mexicana* en el sitio de Tepehuaje se establecen en laderas intermedias con orientación norte (390 msnm) mientras que en el sitio de Acahuizotla se encuentran en montañas y lomeríos noreste (890 msnm). Ambos sitios pertenecen a la cuenca del río Papagayo y subcuenca río Omitlán, se desarrollan en roca caliza, suelo leptosol-rendzina, en pendientes de 30°, con climas cálidos subhúmedos y se establecen en selvas medianas subcaducifolias. El efecto combinado de estos factores más el de la sombra orográfica y el dosel forman sitios con la mayor humedad de la región, la cual juega un papel importante en el establecimiento de la especie.

Palabras clave: Cuenca Papagayo, palo morado, *Peltogyne*, topografía.

Introducción

El género *Peltogyne* es de origen neotropical y está formado por árboles pertenecientes a la familia *Fabaceae*, los cuales se desarrollan principalmente en selvas medianas subperennifolias y en suelos arcillosos (Sotuyo-Vázquez, 2014). Este género incluye 25 especies en América tropical, desde México hasta Panamá, Colombia, Bolivia, Venezuela y las Guayanas, llega también hasta el sureste de Brasil (Silva, 1976; Ulibarri, 2008). *Peltogyne mexicana* Martínez (*P. mexicana*, comúnmente conocido como "palo morado"), es la única especie del género presente en México, exclu-

sivamente en una pequeña porción del Estado de Guerrero, con reportes puntuales dentro de la cuenca del río Papagayo y alrededores (Martínez 1960; Navarro- Martínez *et al.*, 2002; 2005; Almazán-Núñez *et al.*, 2011; Juárez-Agis *et al.*, 2013; Carreto-Pérez *et al.*, 2015).

Su madera presenta una coloración particular de una tonalidad morada por la presencia de flavonoides en el duramen, lo cual le da un alto valor comercial y la hace llamativa para uso artesanal y maderable. Además, su baja densidad poblacional influye en la vulnerabilidad de la especie ya que su aprovechamiento forestal se realiza sin disponer de planes de manejo o conocimiento de la dinámica poblacional. Actualmente, existen muy pocos estudios sobre la ecología de la especie, de manera particular; Sotuyo-Vázquez (2014) realizó una reseña de la especie basada en Martínez (1960). Montero-Castro *et al.* (2018) realizaron una propuesta de evaluación para asignar en riesgo de extinción a *P. mexicana*, donde confirmaron que la especie se encuentra en peligro de desaparecer. Por otro lado, Navarro- Martínez *et al.* (2002) y (2005); realizaron investigaciones sobre la densidad de la madera de la especie. Ellos encontraron que, de acuerdo con las características y propiedades tecnológicas de la madera, esta puede ser utilizada en construcción civil pesada interna y externa, así como en la industria textil.

Se ha reportado que la diversidad y distribución de especies arbóreas de bosques tropicales se encuentran limitadas por variables ambientales (Quinto-Mosquera y Moreno-Hurtado, 2014) como el microclima, la topografía y la vegetación (Barradas 1989; Barnes *et al.*, 1998), que operan a diferentes escalas (local y regional). Estos factores (microclima y topografía) condicionan el tipo de vegetación (Belmonte *et al.*, 2006) y viceversa la vegetación puede condicionar el tipo de microclima (Aussenac, 2000; Jiménez, 2000; Geiger *et al.*, 2003; Promis *et al.*, 2010). Con base en estos estudios consideramos probable que los factores ambientales pueden ser una de las causas de la distribución de *Peltogyne mexicana*. Esta especie tiene una distribución restringida y disyunta (rareza biogeográfica), se desarrolla sólo en ciertos lugares (rareza de hábitat) y en poblaciones reducidas (rareza demográfica), catalogada como amenazada dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010). Además, está sometida a fuerte presión por la tala inmoderada y el cambio en el uso de suelo.

Actualmente se desconoce cuáles son las condiciones ambientales que están asociadas a su distribución por lo que nuestro objetivo fue comparar las variables topográficas, climáticas y geomorfológicas de dos sitios (Tepehuaje y Acahuizotla) con presencia de *P. mexicana*.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio se localiza en los sitios de Tepehuaje y Acahuizotla, en el estado de Guerrero. En cada uno se establecieron tres parcelas de estudio con presencia de *Peltogyne mexicana* (figura 1 y cuadro 1).

Cuadro 1. Caracterización ambiental de los sitios de muestreo de Acahuizotla y el Tepehuaje. Abreviaturas para la perturbación: DCC (deforestación por cercanía a carreteras), DCZA (deforestación por cercanía a zona agrícola), TD (tala dirigida), PC (parcela conservada).

Aspecto	**Tepehuaje**			**Acahuizotla**		
	Parcela 1	**Parcela 2**	**Parcela 3**	**Parcela 1**	**Parcela 2**	**Parcela 3**
Coordenadas	**-99 28 55 W 17 06 20 N**	**-99 28 55 W 17 06 20 N**	**-99 28 58 W 17 06 20 N**	**-99 27 05 W 17 21 14 N**	**-99 27 40 W 17 21 40 N**	**-99 28 19 W 17 20 59 N**
Altitud (msnm)	400	390		759	890	892
Geoforma	Laderas intermedias			Montaña		Lomerío
Roca	Caliza					
% de Roca	70	50		40	30	40
Suelo	Leptosol- Rendzina					
Pendiente (°)	20 a 30					
Orientación	Norte			Norte	Nor-oeste	Nor-este
Clima	$Aw_1(w)$			$Aw_2(w)$		
Tipo de vegetación	Selva mediana subcaducifolia					
Perturbación	TD			DCC	PC	DCZA

Aspecto	Tepehuaje			Acahuizotla		
	Parcela 1	**Parcela 2**	**Parcela 3**	**Parcela 1**	**Parcela 2**	**Parcela 3**
Coordenadas	**-99 28 55 W 17 06 20 N**	**-99 28 55 W 17 06 20 N**	**-99 28 58 W 17 06 20 N**	**-99 27 05 W 17 21 14 N**	**-99 27 40 W 17 21 40 N**	**-99 28 19 W 17 20 59 N**
Distancia a caminos o localidad (km)		1.50		0.1	0.24	0.71

El Tepehuaje se encuentra entre las coordenadas -99° 28’ 02”de longitud y 17° 21’ 39”de latitud, a una altitud de 120 a 1 100 m s.n.m. Mientras que Acahuizotla se ubica entre las coordenadas -99° 28’ 03” de longitud y 17° 21’ 37” de latitud, a una altitud de 600 a 1 200 m.s.n.m.

Especie de estudio

Peltogyne mexicana Martínez es un árbol desde tamaño mediano hasta grande, con una altura desde 15 hasta 20 metros, con un diámetro a la altura del pecho de 30 cm. Presenta hojas alternas, compuestas, de dos foliolos oblongos de superficie lisa, con glándulas azulosas que producen resina. Presenta una sola floración al año, las flores son blancas, aromáticas y pequeñas (8 mm); son numerosas, de corta duración. El fruto es un vaina color café, aplanada, que contiene una sola semilla, el fruto se produce en octubre y madura entre febrero y marzo (Martínez, 1960). La madera es fuerte y pesada, el duramen presenta una coloración morada que se intensifica hasta tomar un color negro por la exposición al aire (Vílchez y Rocha, 2005), esta coloración se debe a la presencia de flavonoides, también llamados peltoginoides (Sotuyo, 2014).

Análisis de variables ambientales

El terreno se caracterizó cualitativamente a través de los patrones observables en el campo, con imágenes satelitales, mapas topográficos de INEGI y cuantitativamente con modelos digitales de elevación. Para la descripción física y biológica del área de estudio, se utilizaron cartas topográficas y temáticas de la plataforma del INEGI. Se modeló sobre el

terreno el comportamiento de las variables ambientales buscando patrones de variabilidad relacionados con la topografía, denominados en este estudio como las condiciones ambientales.

Se crearon mapas de hipsometría e hidrología, geología, edafología, geomorfología y clima, con base en las cartas originales del INEGI, estas fueron modificadas para generar una mirada espacio-temporal más detallada, y fueron procesados en el programa Qgis (versión 2.18). Así también se identificó la vegetación y el potencial de uso de suelo presentes en las zonas de estudio.

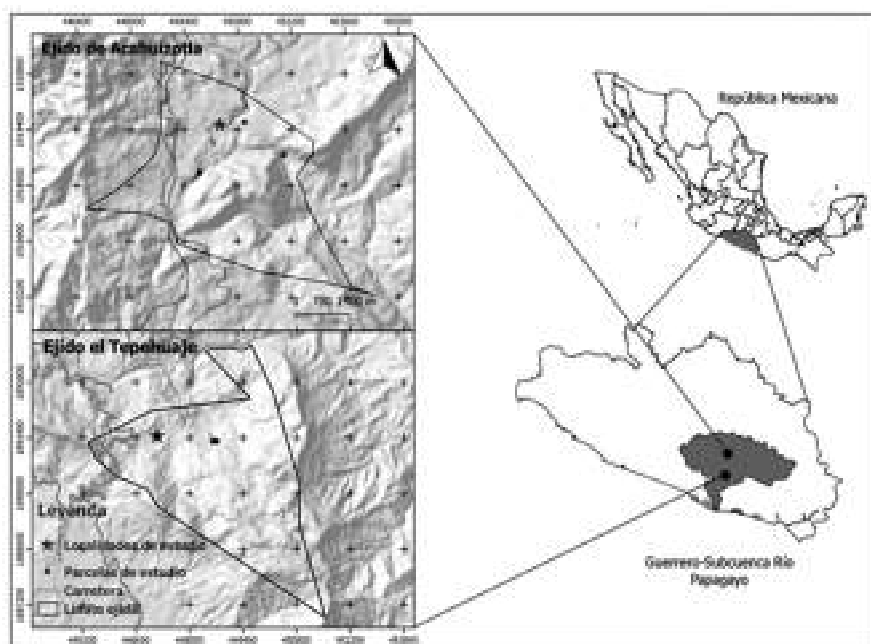


Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio, en el que se puede visualizar en cuatro niveles República Mexicana, estado de Guerrero, Subcuenca Río Papagayo, sitio de Acahuizotla y sitio el Tepehuaje correspondientes a las zonas de estudio.

Resultados

En el sitio de Tepehuaje las parcelas de muestreo de las poblaciones de *P. mexicana* se ubican a una altitud de 390 m s.n.m, en una ladera con

orientación norte, en la parte baja de una larga pendiente desde 20 hasta 30º, que es la vertiente norte de una ladera montañosa cuya máxima elevación alcanza los 1 100 m s.n.m, y cuyas crestas se extienden hacia el norte manteniendo elevaciones superiores a 1 000 m s.n.m. La ubicación de esta ladera, circunscrita al sur y al este por grandes elevaciones ocasionan un efecto de sombra orográfica que determinan la existencia de condiciones micro climáticas particulares.

Las parcelas establecidas en este sitio no se encuentran cercanas a asentamientos humanos, el acceso a las poblaciones de *P. mexicana* se dificulta debido a las condiciones topográficas del sitio, por lo que solo existen pequeñas brechas que utilizan los pobladores para moverse en su territorio, solo en los alrededores pueden hacer uso de animales de carga que les faciliten mover sus recursos. Sin embargo, a pesar de estas condiciones la gente se traslada en busca de árboles de *P. mexicana* para hacer uso de su madera, por lo que las poblaciones de esta especie se encuentran impactadas.

En el sitio de Acahuizotla las parcelas de muestreo de *P. mexicana* se ubican en montañas con orientación norte, noreste, y lomerío noreste, presentan pendientes desde 20 hasta 30º y a una altitud entre 759 a 892 m s.n.m.

La parcela uno de *P. mexicana* en este sitio se encuentra a una altitud de 759 m s.n.m en la parte baja de una montaña deforestada por la construcción de caminos y carreteras. La parcela dos se ubica en una montaña con una elevación de 890 m.s.n.m, por su lejanía se encuentra conservada, aunque en el pie de monte de la montaña predomina el uso agrícola. En el caso de la parcela tres, por su cercanía a carreteras y zonas agrícolas se encuentra perturbada, presenta una mayor apertura del dosel. Las tres parcelas se ubican en las cercanías de una montaña con una elevación máxima de 1 330 m.s.n.m, la cual provoca un efecto de sombra orográfica sobre el área.

Ambos sitios de estudio pertenecen a la cuenca Río Papagayo, particularmente Tepehuaje se aloja en la subcuenca del Río Omitlán y Acahuizotla a la subcuenca Chapolapa. Las microcuencas son de tipo exorreica y sus cauces drenan principalmente hacia el norte, hasta unirse con el Río Omitlán. Presentan corrientes de agua de condición intermitente y perenne y un flujo virtual por todo el polígono (figura 2).

Geología

Dentro del sitio Tepehuaje existen cuatro tipos de rocas, en donde las calizas constituyen la matriz geológica de la zona, al norte encontramos un porcentaje pequeño de material de origen metamórfico (roca gneis; 2.28 %, con una superficie de 42.21 ha); en tres pequeños polígonos en los límites ubicados al sur, oeste y norte encontramos material ígneo intrusivo (roca diorítica), (superficie de 87.68 ha y un 4.72 % del área total); así como un polígono pequeño con toba intermedia al norte (superficie de 54.21 ha y un 2.93 % del polígono del sitio.). En mayor proporción se encuentra dominando material sedimentario que corresponde al tipo de roca caliza (una superficie de 1 658.82 ha, constituyendo un 90.07 % del área del sitio), con afloramiento rocoso de entre 50 y 70 %. En este tipo de roca se encuentran ubicadas las poblaciones de *P. mexicana* muestreadas.

En Acahuizotla existen dos tipos de rocas, las calizas que constituyen la matriz geológica de la zona y las ígneas extrusivas de las cuales se presentan en menor proporción. La mayor parte oeste del sitio se compone de roca ígnea con una superficie de 556 ha y 29 % de superficie del sitio. Este sitio es dominado por roca caliza con una superficie de 1 337 ha y corresponde al 71 % del polígono del sitio. Al igual que en el sitio de Tepehuaje en la zona con afloramiento rocoso (30 hasta 40 %) se encuentran las poblaciones de *P. mexicana* (figura 3).

Edafología

En el Tepehuaje se reconocieron seis unidades de suelo, al noroeste se encuentran pequeños polígonos de regosol, ocupando una extensión de 43.98 ha y 18.13%. Al norte encontramos Fluvisol, por la presencia del río Omitlán, en una superficie de 100.85 ha y 5.59%; y luvisol que ocupan una superficie 93.98 ha y a 5.25%. Hacia el sur se encuentra la unidad de rendzina con una superficie de 40.26 ha con 2.3%. En todo el sitio se encuentran pequeños polígonos de cambisol estos ocupan una superficie de 61.9 ha, que corresponden a 3.47%. La unidad dominante corresponde a leptosol- rendzina, resultado de la agrupación entre los suelos leptosoles que se encuentran en la parte alta de las montañas y cumbres, con sue-

los rendzina, arcillosos y poco profundos que se desarrollan sobre calizas o materiales ricos en cal. Presenta una superficie de 324.7 ha y 62.93%. En esta unidad se encuentran las poblaciones de *P. mexicana*.



Figura 2. Mapa de hipsometría e hidrología de los sitios de Tepehuaje y Acahuizotla.

En Acahuizotla se reconocieron seis unidades de suelo, al norte se localizan dos polígonos y al sur uno, cambisoles en una superficie de 200 ha y 10.7%. Toda la zona oeste está dominada por regosol, con superficie 317 ha y 16.95%; regosol-cambisol (239 ha y 47.41%) y leptosol-regosol (100 ha y 5.94%). Al sur se encuentra un polígono de leptosol (superficie de 318 ha y 17.01%) y el resto de del polígono corresponde a leptosol-rendzina con una superficie de 720 ha y 38.50%, siendo este el más grande de todos y en donde se encuentran las parcelas de *P. mexicana* al igual que en el sitio de Tepehuaje (figura 4).

Geomorfología

El relieve del sitio Tepehuaje se conforma montañas, cimas, cumbres y dolinas, este último corresponde al relieve kárstico, estructuralmente

se alinean al sur- sureste; seguido de laderas montañosas estas abarcan pendientes en tres rangos altas, bajas e intermedias. Continuando con piedemonte, planicies aluviales al nor-oeste, lomeríos y terrazas que se encuentran repartidas por todo el sitio, así como valles aluviales e intermontanos ubicados al este. Las parcelas establecidas de *P. mexicana* se encuentran ubicadas en las laderas intermedias.

En el sitio Acahuizotla se identificaron laderas que se dividieron en dos tipos de acuerdo con el material parental, al oeste se encuentra la ladera volcánica y al sur se encuentra la ladera calcárea. Montañas con orientación norte y noroeste, lomeríos calcáreos y volcánicos hacia al noroeste, rodeados por las laderas, así como de la montaña: al norte terrazas y al sur se ubican las mesetas. En las montañas con orientación norte y noroeste se ubican dos de las poblaciones de *P. mexicana* y la tercera población se ubica en uno de los lomeríos calcáreos (figura 5).

Clima

Las áreas de estudio se encuentran dentro de los climas cálidos subhúmedos. De acuerdo con la clasificación climática de Köppen (modificada por García, 1964), Tepehuaje presenta un tipo de clima $Aw_1(w)$, que corresponde a cálido subhúmedo, este clima predomina en la parte norte del sitio en las partes bajas, en donde se establecen las parcelas de *P. mexicana.* También encontramos el tipo de clima $Aw_2(w)$ que corresponde al cálido subhúmedo, el de mayor humedad dentro de los subhúmedos, el cual es dominante en el sitio.

Acahuizotla, con clima (A)C(m)(w) semicálido, el más cálido de los templados, (A)C(w2) (w) semicálido subhúmedo, de los más húmedos, y el tipo $Aw_2(w)$ cálido subhúmedo, el más húmedo de los cálidos subhúmedos en donde se desarrollan las poblaciones estudiadas de *P. mexicana*

La pequeña diferencia entre los climas $Aw_1(w)$ y $Aw_2(w)$ en donde se encuentran las parcelas de *P. mexicana*, consiste en que el $Aw_2(w)$ es el más húmedo de los cálidos subhúmedos lo que conlleva a que su índice P/T (61.25) sea superior al de $Aw_1(w)$ (P/T 50) (figura 6).

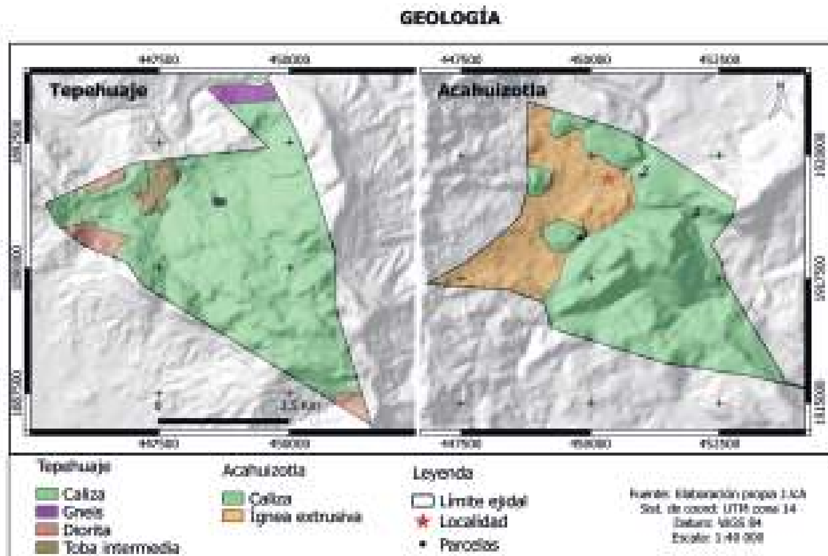


Figura 3. Mapa geológico del sitio de Tepehuaje y Acahuizotla.

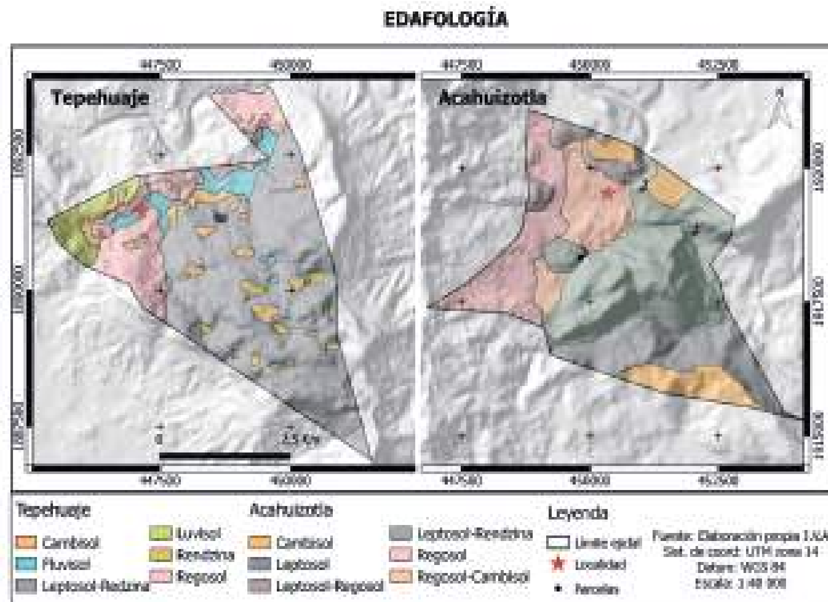


Figura 4. Mapa edafológico del sitio de Tepehuaje y Acahuizotla.

Vegetación y uso de suelo

En Tepehuaje se distinguen dos tipos de vegetación, selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia, en esta última se encuentran establecidas las poblaciones de *P. mexicana*. Existen tres tipos de uso de suelo: a) urbano, constituido por el polígono que ocupa la localidad de Tepehuaje, la vegetación natural ha sido reemplazada con especies introducidas, por su uso ornamental, frutal o medicinal; sólo encontramos algunas especies remanentes como *Leucaena esculenta* y *Lysiloma divaricata*; b) agropecuario, en el cual predomina el cultivo de maíz (*Zea mays*), y en menor medida el cultivo de jamaica (*Hibiscus sabdariffa*), frijol (*Phaseolus* spp.) y calabaza (*Cucurbita* spp.); c) forestal, donde algunos de los árboles que se explotan en escala limitada son: *Enterolobium cyclocarpum* (parota), *Cedrela mexicana* (cedro rojo), *Astronium graveolens* (jocotillo) e *Hymenaea courbaril* (guapinol).

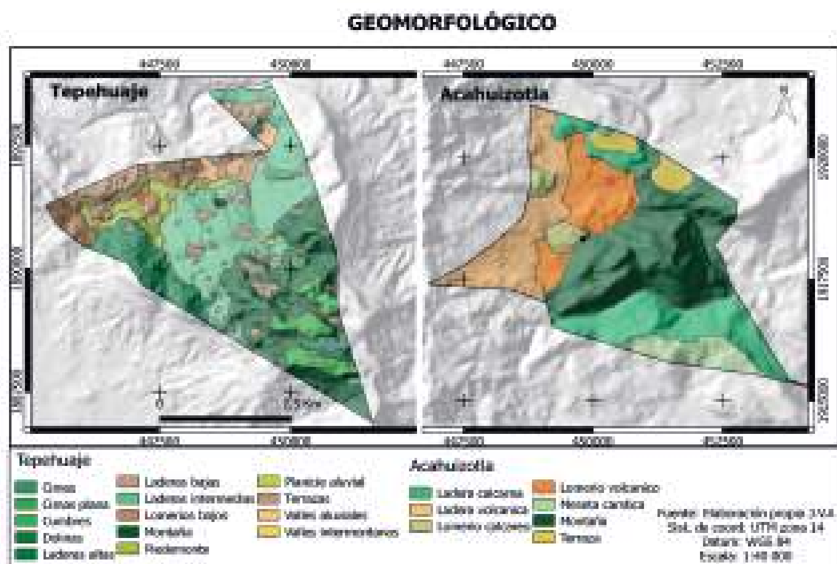


Figura 5. Mapa geomorfológico de los sitios de Tepehuaje y Acahuizotla.

La vegetación dominante en Acahuizotla es la selva baja caducifolia y en menor medida el bosque de *Pinus oocarpa* y la selva mediana subcaducifolia, en esta última se encuentran las poblaciones de *P. mexicana*.

El uso de suelo es de tipo urbano y agropecuario-forestal, el sistema agrícola es el más utilizado, para los cultivos de maíz (*Zea mays*), frijol (*Phaseolus* spp.) y calabaza (*Cucurbita* spp.), siendo el maíz el más cultivado. En lo forestal algunos de los árboles que se explotan en escala limitada para la venta de madera o creación de muebles o artesanías son *Enterolobium cyclocarpum* (parota) y *Cedrela mexicana* (cedro rojo).

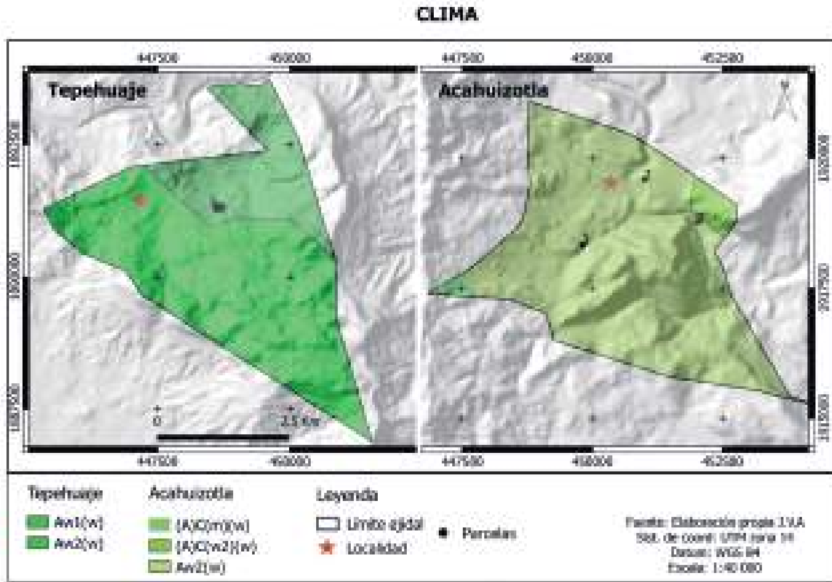


Figura 6. Mapa de climas de los sitios de Tepehuaje y Acahuizotla.

Discusión

Las poblaciones de *Peltogyne mexicana* estudiadas se encuentran establecidas en dos sitios pertenecientes a la misma región hidrográfica, en la cuenca del río Papagayo. Ambos sitios presentan varias semejanzas en algunas condiciones ambientales.

P. mexicana en los sitios de Tepehuaje y Acahuizotla se desarrolla en selvas medianas subcaducifolias, sobre laderas muy pronunciadas, orientadas al norte, con suelos muy someros y con afloramientos de roca caliza, en ambos sitios la roca se encontró fracturada.

En cuanto a la geomorfología en el Tepehuaje las poblaciones de *P. mexicana* se ubican en una sola ladera, mientras que en Acahuizotla se encuentran en montañas y lomeríos. Este conjunto de condiciones, confieren a ambos sitios un excelente drenaje, la lluvia se infiltra rápidamente gracias a la karsticidad y el agua que pudiera escurrir superficialmente lo hará con velocidad debido a las pendientes. Esto sugiere que la dinámica subsuperficial del suelo puede ser más relevante para el establecimiento de la especie, para que las raíces puedan penetrar de forma profunda para encontrar pequeños reservorios de agua almacenados gracias a la acumulación de materia orgánica (Casas y Ninot, 1999) en las oquedades de la roca.

Se sabe que la pendiente del suelo puede influir indirectamente en el reclutamiento de las semillas y de plántulas, pues el efecto se observa en la variación del ángulo de incidencia de la radiación solar, así la pendiente modifica la intensidad de la luz y el suministro de agua en el suelo, cuanto mayor sea la pendiente, más se acelerará la erosión y circulación del agua en la superficie e interior del suelo (Braun-Blanquet, 1979). La erosión disminuye la distribución y circulación de los nutrientes que son el resultado de las interacciones entre el medio abiótico y los organismos (Ferran, 1993; Cabrera, 2012; Cerón y Gutiérrez, 2012; Lozada *et al*., 2014), Este es el caso de los suelos en los que se desarrollan las poblaciones de *P. mexicana* que al ser someros, pedregosos y no alcanzar los 30 cm de profundidad, presentan un contenido pobre de materia orgánica, por lo que el suelo podría no estar jugando un papel primordial en el establecimiento de la especie. Los reportes de *Peltogyne. purpurea* (Vílchez y Rocha, 2005) indican que prefiere los suelos arcillosos, sugiriendo que las condiciones de anegamiento no le resultan negativas. Por lo que, en este contexto, el efecto de sombra orográfica y su repercusión en la disponibilidad de humedad del aire y el suelo parece cobrar mayor relevancia para influir en la distribución de las poblaciones de *P. mexicana.*

P. mexicana se desarrolla en una vegetación de selva mediana subcaducifolia sobre laderas con orientación norte, rodeada por una matriz de selva baja caducifolia, que puede presentar elementos xerófitos. Las laderas con orientación norte en esta latitud del hemisferio norte condi-

cionan una menor insolación en comparación con las laderas orientadas al sur. Las elevaciones adyacentes también juegan un papel importante para incrementar el efecto de sombra orográfica. Durante el trabajo de campo se pudo observar que estos sitios empiezan a recibir radiación solar directa alrededor del mediodía y por corto tiempo. Al disminuir localmente la insolación, disminuye la evapotranspiración, creando así condiciones microclimáticas más húmedas en áreas puntuales.

En el mismo sentido, en ambos sitios el dosel de la vegetación es cerrado, las copas de los árboles son frondosas y disminuyen la entrada directa del sol al suelo (observación personal), este efecto puede ser un factor determinante en el reclutamiento de nuevos individuos al generar condiciones de menor evapotranspiración (Proe *et al*., 2001; Nauertz *et al*., 2004; Vargas y Piñeyro, 2006). En resumen, en orientaciones de umbría la vegetación tiende a presentar mayor cobertura, por lo que el efecto combinado ayuda a aumentar la humedad relativa del aire y del suelo, permitiendo así, probablemente una mayor germinación del banco de semillas y mayor supervivencia de plántulas.

Lo anterior cobra importancia dado que *P. mexicana*, es dentro del género, la especie con la distribución más septentrional, y se ubica en condiciones climáticas de mayor estrés hídrico que sus parientes establecidos en Centroamérica o la región amazónica (Vílchez y Rocha, 2005). En su área de distribución existe una clara estacionalidad con medio año de sequía, a diferencia de aquellas regiones con climas que presentan lluvia prácticamente todo el año; sin embargo, esto no parece ser un factor limitante.

Las diferencias altitudinales entre ambos sitios modifican el tipo de clima. Dando como resultado que el sitio Tepehuaje presente un clima Aw_1 (P/T=50) y Acahuizotla un Aw_2(w) (P/T=61.25) marcando así un mayor gradiente de humedad en el sitio de Acahuizotla.

La población de Acahuizotla parece tener una ubicación ligeramente más húmeda, (clima Aw_2(w); P/T=61.25; temperaturas desde 23 hasta 25 °C; 890 msnm.), en comparación a Tepehuaje (Aw_1; P/T=50; temperaturas entre 25 y 27 °C; menos de 400 msnm), seguramente relacionado con la ubicación altitudinal. La temperatura es un factor determinante para la evapotranspiración y la disponibilidad hídrica. Belmonte *et al.* (2006);

Suárez *et al.* (2013) mencionan que a medida que aumenta la altitud sobre el nivel del mar se incrementa el efecto de la radiación. Mejía (1990) también coincide en que la altitud y latitud influyen en la fenología de las plantas a través de la temperatura y precipitación. Por ello, es necesario explorar el posible efecto sobre la fenología y la estructura poblacional.

En conclusión, las poblaciones de *P. mexicana* en ambos sitios se encuentran en condiciones ambientales similares, en cuanto al tipo de roca, suelo y pendiente. Sin embargo, en ambos sitios las poblaciones de *P. mexicana* se encuentran limitadas a pequeñas áreas cuya vegetación de selva mediana subcaducifolia constituye una excepción en medio de una matriz de selva baja caducifolia, que en Tepehuaje puede llegar incluso a tener elementos crasicaules.

La ubicación de las poblaciones de *P. mexicana* en laderas, lomeríos y montañas con orientación norte, que, al combinar con la sombra orográfica, da como resultado microclimas particulares, que son determinantes para el establecimiento de la especie Por otro lado, al encontrarse en áreas bien drenadas de tipo kárstico, cobra mayor relevancia el agua disponible en el suelo y la humedad relativa del aire por efecto de la sombra orográfica.

En adición, la pendiente tan pronunciada y el porcentaje muy alto de afloramiento de roca, generan condiciones de poca disponibilidad superficial de agua, lo que lleva a pensar que la especie prefiere las áreas bien drenadas y que es sensible a la saturación de agua en el suelo. En ese sentido, los factores limitantes podrían ser el agua disponible de forma subsuperficial y la humedad relativa del aire que sólo existe en el microclima de esas pequeñas áreas delimitadas por efecto de sombra orográfica.

Agradecimiento

La primera autora agradece al CONACYT por la beca otorgada para cursar la maestría (RNyE). A las autoridades de los sitios de muestreo por los permisos brindados. Al laboratorio de Biología de la Conservación, al Herbario de la carrera de Biología, y a los compañeros externos de la Facultad de Ciencia Químico Biológicas que nos acompañaron a todas las salidas de campo.

Referencias

Almazán-Núñez, R., Almazán-Juárez, A., Ruiz-Gutiérrez, F. 2011. Áreas comunitarias para la conservación de los recursos biológicos de la sierra madre del sur, Guerrero, México. *Universidad y Ciencia*, 27 (3): 315-329.

Aussenac, G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57: 287-301.

Barnes, B.V, Zak D.R., Denton, S.R., Spurr, S.H. 1998. *Forest Ecology.* 4 ed. New York, USA. John Wiley. 774 p.

Barradas, V. L. 1989. El papel del microclima en la fisiología ecológica vegetal. *Boletín de La Sociedad Botánica Mexicana,* 49:31.39

Belmonte, S., Núñez, V., Franco, J., Viramonte, J. 2006. Mapas de radiación solar para el valle de Lerma (Salta - Argentina). *Avances en Energías Renovables y Medio Ambiente.* Vol. 10. 11-49 pp.

Braun-Blanquet, J. 1979. Fitosociología. Bases para el Estudio de las Comunidades Vegetales. Madrid, H. Blume Ediciones.

Cabrera, G. 2012. La macrofauna edáfica como indicador biológico del estado de conservación/perturbación del suelo. Cuba *Pastos y Forrajes,* 35(4): 346-363.

Carreto-Pérez, B. E., Almazán-Juárez, Á., Sierra-Morales, P., Almazán-Núñez, R. C. 2015. Estudio florístico de la cuenca baja del río Papagayo, Guerrero, México. *Polibotánica*, 0(40): 1–27.

Casas, C., Ninot, J. M. 1999. Relación entre microclima y vegetación pratense en ilia Plana de Vieil (Cataluna). *Ecología Mediterránea*, 25(1), 41–56.

Cerón L. E., Gutiérrez, A. A. 2012. Dinámica del ciclo del nitrógeno y fósforo en suelos. *Revista Colombiana de Biotecnología*, XIV (1): 285–295.

Ferrán, R. 1993. Funcionamiento de ecosistemas forestales: La circulación de nutrientes. Congresos - Carga final, 6, 13.

Geiger R, Aron, R.H., Todhunter, P. 2003. The climate near the ground. 6 ed. Lanham, USA. Rowman & Littlefield Publishers. 584 p.

Jiménez-Lagunes, A. 2000. Y el microclima ¿qué es? Universidad Veracruzana. p. 32-38.

Juárez-Agis, A., Benítez-Villasana, J. I., García-Sánchez, S. 2013. Época de recolecta en Palo Morado (*Peltogyne mexicana* Martínez), en Acapulco Gro., México. *Revista Iberoamericana Para La Investigación y El* Desarrollo *Educativo*, 4(7): 37–51.

Lozada, J. R., Soriano, P., Costa, M. 2014. Relaciones suelo-vegetación en una toposecuencia del Escudo Guayanés, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 62(1),385-401.

Martínez, M. 1960. Una especie de *Peltogyne* mexicana. *Anales del Instituto de Biología de la UNAM*. (31):123-131.

Mejía, M.G. 1990. Fenología: Fundamentos y métodos. In. Seminario Taller en Semillas Forestales Tropicales (2º Bogotá, Colombia). Memoria. Ed. T. Triviño. Bogotá, CO. p. 65-79.

Montero-Castro, J.C., Zuñiga-Zuñiga, J. A., Sáenz-Romero, C., Sánchez-Vargas, N. M. 2018. Propuesta de evaluación para asignar tentativamente riesgo de extinción (ETRE): el caso de *Peltogyne mexicana* (Leguminosae). *Botanical Sciences.* 96 (4): 609-618.

Nauertz E.A, Crow,T.R., Zasada, J.C., Teclaw, R.M. 2004. Microclimatic variation between managed and unmanaged northern hardwood forests in Upper Michigan, USA. Saint Paul, USA. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central. *Research Station.* 31 p. (Gen. Tech. Rep. NC-236).

Navarro, J., Borja, A., Musalem, M., Ramírez, H., Granados, D. 2002. Ecuaciones y tablas de volúmenes comerciales con y sin corteza para Peltogyne Mexicana Martínez, una especie amenazada del Estado de Guerrero, México. R*evista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 8(2): 133-139.

Navarro, J., Borja, A., Machuca, R. 2005. Características tecnológicas de la madera de palo morado (*Peltogyne* mexicana Martínez) de Tierra Colorada, Guerrero, México. Revista Chapingo. *Serie Ciencias Forestales y del Ambiente.* Vol. 11: 73-82.

Proe, M.F., Griffiths, J.H., McKay, H. M. 2001. Effect of whole-tree harvesting on microclimate during establishment of second rotation forestry. *Agricultural and Forest Meteorology* 110:141-154.

Promis, A., Caldentey, J., Ibarra, M. 2010. Microclimate within a *Nothofagus pumilio* forest and the effects of a regeneration felling. *Bosque* 31(2): 129-139.

Quinto-Mosquera, H., Moreno-Hurtado, F. 2014. Diversidad florística arbórea y su relación con el suelo en un bosque pluvial tropical del chocó biogeográfico. *Revista Árvore*, 38 (6), 1123-1132.

SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo.

Silva, M. Da. 1976. Revisão taxonômica do gênero Peltogyne Vog. (Leguminosae Caesalpinioideae). *Acta Amazonica Suplemento, Manaus*. vol 6, núm. 1 suplemento. p. 5-61.

Suárez, H., Salazar, G., Acosta, D., Cadena, C., Adámo, J., Castillo, J., Suligo, H., Fenández, C., Marín, M.J., Utrillas, P., Martínez-Lozano, J.A. 2013. Medición de radiación eritémica en sitios de altura de la provincia de Salta. *Acta de la XXXVI Reunión de Trabajo de la Asociación Argentina de Energías Renovables y Medio Ambiente*. Vol. 1, pp. 11.69-11.177.

Sotuyo-Vázquez, J.S. 2014. El palo morado (*Peltogyne mexicana*), una leguminosa maderable con futuro incierto y parientes lejanos. *Revista Digital Universitaria*, 15(4).

Vargas, R., Piñeyro, N. 2006. El hidroscopio. Programa de las Naciones Unidad para el Medio Ambiente Oficina Regional para América Latina y el Caribe, Red de Formación Ambiental. Serie Manuales de Educación y Capacitación Ambiental.

Vílchez, B., Rocha, O. 2005. Estructura de una población del árbol *Peltogyne purpurea* (Caesalpinaceae) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica. *Revista Biología Tropical.* 54(3): 1019-1029.

Capítulo 5

Diversidad de ciliados (Alveolata: Ciliophora) del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas

Mireya Ramírez-Ballesteros[1, 2*], Carlos Alberto Durán-Ramírez [1,2], Daniel Méndez-Sánchez [3], Rosaura Mayén-Estrada[1]

Resumen

El conocimiento de la diversidad del phylum Ciliophora en el estado de Chiapas es escaso, a pesar de su importancia ecológica en los ambientes acuáticos y epicontinentales. El objetivo del presente estudio fue llevar a cabo un registro de la presencia de ciliados de vida libre en ambientes lacustres (lagos), bromelias epífitas y como epibiontes de especies de crustáceos en el Parque Nacional Lagunas de Montebello entre los años 2014 hasta 2016. Se registró un total de 65 especies de ciliados en los tres hábitats, agrupados en 11 clases de este phylum. El hábitat lacustre fue en donde se registró el mayor número de especies (25), seguido de los crustáceos (23) y las bromelias (18). El presente trabajo representa el primero en su tipo dentro de todo el es-

[1] Laboratorio de Protozoología, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N. Coyoacán, 04510. Ciudad de México, México.
[2] Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
[3] Department of Zoology, Faculty of Sciences, Charles University, Vinična 7, 128 00, Praga, República Checa
[*] Autor para correspondencia: mballesteros@ciencias.unam.mx

tado de Chiapas aportando información que amplía y actualiza el conocimiento taxonómico y de distribución de los ciliados en esta región del país. Se destaca la importancia de la conservación de la biodiversidad en esta Área Natural Protegida.

Palabras clave: Bromeliaceae, Decapoda, lagos, protistas.

Introducción

El estado de Chiapas es una de las tres entidades del país que poseen mayor biodiversidad de plantas y animales (Aguilar-Sierra y Álvarez-Noguera, 2011). Su fisiografía incluye ambientes acuáticos y terrestres que son propicios para la existencia de protistas heterótrofos como los ciliados. A pesar de ello, la diversidad protistológica ha sido poco estudiada en esta entidad (Mayén-Estrada *et al*., 2014) y en consecuencia no hay un inventario actualizado.

Los ciliados se clasifican en el phylum Ciliophora dentro del clado Alveolata (Adl *et al*., 2019), e incluyen cerca de 1 100 géneros y 8 000 especies descritas. Poseen cilios arreglados generalmente en filas denominadas cinetias o estructuras ciliares compuestas en alguna fase de su ciclo de vida, un dimorfismo nuclear con dos tipos de núcleos (micronúcleo y macronúcleo), y un proceso de intercambio de material genético denominado conjugación. Son heterótrofos (fagótrofos u osmótrofos), alimentándose de bacterias, algas y protistas más pequeños, mientras que algunas especies son mixotróficas (Lynn, 2008; 2017).

La mayoría de los ciliados son solitarios, pero algunas especies son coloniales, con unidades denominadas trofontes o zooides. Habitan en ambientes marinos, dulceacuícolas y salobres, así como, en ambientes terrestres y semiterrestres; algunos otros se han adaptado estableciendo simbiosis con animales y plantas (Lynn, 2008; Mayén-Estrada *et al*., 2014). En México se han registrado 1 026 especies de ciliados (Mayén-Estrada *et al*., 2020) que corresponde al 12.8% del total del phylum a nivel mundial (Lynn, 2008).

El estado de Chiapas cuenta con cerca de 50 especies de ciliados registradas a la fecha, agrupadas principalmente dentro del orden

Entodiniomorphida, como endosimbiontes de mamíferos herbívoros (Güiris *et al*., 2010) y algunas especies de peritricos y suctores adheridos a gastrópodos (Aristeo-Hernández, 2017). Como especie de importancia médica sobresale *Balantidum coli* (Malmsten, 1857), un parásito de cerdos y humanos que además de Chiapas, ha sido registrado en otras entidades del sur y sureste de México, como son los estados de la Península de Yucatán, Veracruz y Oaxaca (Mayén-Estrada *et al*., 2016). Referente a las especies de ciliados de vida libre y epibiontes la información es escasa, ya que solamente han sido documentadas como especies de vida libre *Myrionecta rubra* (Lohmann, 1908) (Aladro-Lubel *et al*., 2006; Mayén-Estrada *et al*., 2020), *Oxytricha granulifera chiapasensis* (Méndez-Sánchez *et al*., 2018a) y como epibionte *Epistylis hentscheli* (Ramírez-Ballesteros *et al*., 2018) fue identificado en crustáceos.

Al sureste del estado en la frontera con Guatemala, se localiza el Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM), que fue catalogado Sitio Ramsar 1325 (CONAGUA, 2012). Con poco más 6 000 hectáreas, este humedal está formado por lagos dulceacuícolas permanentes de origen kárstico rodeados por comunidades vegetales principalmente de bosque de pino, encino y mesófilo de montaña (Alcocer *et al*., 2016).

El objetivo del presente estudio fue llevar a cabo un registro de la presencia de especies de ciliados de vida libre en los ambientes lacustres, en bromelias epífitas y como epibiontes de especies de crustáceos decápodos en el PNLM, aportando por primera vez datos taxonómicos y a nivel de comunidades en el estado de Chiapas.

Materiales y métodos

Descripción de la zona de estudio

El presente estudio se llevó a cabo dentro del Parque Nacional Lagunas de Montebello, ubicado en los municipios de La Trinitaria y La Independencia, Chiapas. El parque se localiza dentro de la región XV Meseta Comiteca Tojolabal (Alcocer *et al*., 2016). Se sitúa entre las coordenadas 16°04’-16°10’N y 91°37’-91°47”O, a una altitud promedio de 1 500 m.s.n.m. (figura 1). El bosque de pino-encino es el tipo de vege-

tación que domina en la zona, así como algunos remanentes de bosque mesófilo de montaña. El clima que predomina es templado húmedo a subhúmedo con lluvias a lo largo de todo el año (García 1988), y se presenta una temperatura media anual de 22°C. El complejo lacustre se encuentra comunicado entre sí a través de conductos subterráneos y pequeños canales superficiales. Este sistema hidrológico se encuentra catalogado dentro de la Región Hidrológica Nacional No. 30 (Alcocer *et al.*, 2016; CONAGUA, 2018).

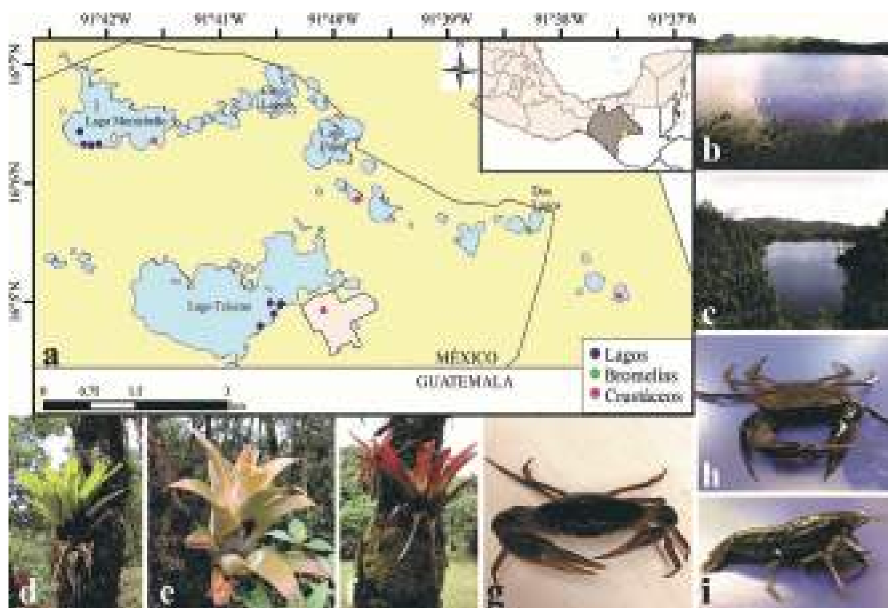


Figura 1. a) Localidades de muestreo dentro del Parque Nacional lagunas de Montebello y los crustáceos y bromelias estudiados, b) Lago Montebello, c) Lago Tziscao, d) *Werauhia sp., e) Catopsis oerstediana, f) Tillandsia guatemalensis, g) Phrygiopilus montebelloensis, h) Raddaus bocourti*, i) *Procambarus* (*Austrocambarus*) sp.

Recolecta de las muestras

Lagos. Se llevaron a cabo cuatro recolectas entre los años 2014 y 2015 en los Lagos Tziscao y Montebello; en cada uno se obtuvieron tres muestras de agua en la zona litoral utilizando frascos de boca ancha.

Además, se obtuvieron muestras de un perfil vertical en tres estratos, superficie (0 m), columna (10 m y 1.5 m respectivamente) y superficie del sedimento (25 m y 3 m respectivamente), utilizando una botella van Dorn de 2 l, hasta obtener un volumen final de cada muestra de 200 ml.

Bromelias. Se realizaron dos recolectas durante la temporada húmeda de los años 2015 y 2016. A partir de 20 plantas de las bromelias epífitas *Catopsis oerstediana* Mez 1896, *Tillandsia guatemalensis* L. B. Smith, 1949, *T. multicaulis* Steudel, 1841 y *Werauhia* sp. ubicadas en los fragmentos de bosque alrededor del Lago Tziscao y Dos Lagos, se obtuvieron muestras de agua de lluvia con detritos acumulados entre las bases de las hojas. Cada planta fue muestreada sólo una vez durante el estudio. Ninguna de las bromelias fue removida de su hábitat y se documentó su identidad taxonómica con base en el trabajo de Espejo-Serna *et al.* (2004). Para la obtención de las muestras se emplearon pipetas con bulbo de plástico y el agua junto con los detritos se depositaron en tubos Falcon estériles de 50 ml.

Crustáceos. Se llevaron a cabo cuatro recolectas durante los años 2014 y 2015 de los decápodos *Phrygiopilus montebelloensis* Álvarez y Villalobos, 1998 en el río Montebello, *Raddaus bocourti* A. Milne-Edwards, 1866 en el río Once y río Trece, así como *Procambarus* (*Austrocambarus*) sp. en el estanque Ya León. Se utilizó para la captura de los crustáceos una red de acuario de 0.5 cm de abertura de malla, cada uno de los individuos se colocó en frascos de 250 ml con agua del medio para mantenerlos con vida.

Procesamiento de las muestras e identificación taxonómica

Todas las muestras se trasladaron sin fijar al Laboratorio de Protozoología de la Facultad de Ciencias, UNAM. Los ciliados de los lagos y de las bromelias se mantuvieron a temperatura ambiente y se observaron en vivo con un microscopio de contraste diferencial de interferencia Nikon Labophot-2 para registrar la forma y dimensiones de la célula. Posteriormente se establecieron cultivos de infusiones de semillas de trigo con agua destilada para propiciar la proliferación celular y a partir de ellos se elaboraron preparaciones permanentes aplicando distintas técnicas de impregnación argéntica (Klein, 1958; Fernández-Galiano, 1976, Lee *et al.*, 1985; Foissner, 2014).

Para los ciliados adheridos a los crustáceos, se colocaron los decápodos en acuarios de 25 litros y se alimentaron cada tercer día con alimento comercial Camaronina (35% de proteína). Se revisó cada crustáceo bajo un microscopio estereoscópico Nikon SMZ 800.

Los ciliados observados se separaron de la superficie de los decápodos y se observaron en vivo en preparaciones temporales; posteriormente se realizó el registro morfométrico y se elaboraron preparaciones permanentes empleando técnicas de impregnación argéntica (Foissner,2014). En todos los casos, el registro fotomicrográfico se obtuvo con una cámara Nikon Digital Sight DS-2Mv y Evolution MP5 megapix adaptada a un microscopio Olympus-Provis AX70.

La identificación de las especies de ciliados se realizó con base en Penard (1922), Kahl (1930-1935), Nenninger (1948), Small (1967), Stiller (1971), Lynn (1974, 1976), Wu y Curds (1979), Curds (1985a; b), Dragesco y Dragesco-Kernéis (1986), Warren (1986), Matthes et al. (1988), Foissner (1979a; b; 1984; 1993; 2003; 2010; 2013; 2016), Warren y Paynter (1991), Foissner et al. (1991; 1992; 1994; 1995; 1999), Berger (1999), Lee et al. (2000), Dovgal (2002; 2013), Guggiari y Peck (2008) y Omar y Foissner (2011; 2012; 2013).

Resultados

En los lagos, bromelias epífitas y exoesqueleto de crustáceos decápodos del PNLM, se obtuvo el registro de 65 especies de ciliados (figura 3, 4) pertenecientes a las once clases del phylum Ciliophora (cuadro 1). A excepción de *Cyclidium glaucoma* presente en el Lago Tziscao y en las bromelias, ninguna especie fue común entre los tres hábitats. La clase Oligohymenophorea, el orden Sessilida, la familia Epistylididae y el género *Epistylis* presentaron el mayor número de especies Por otra parte, en los lagos, las clases Heterotrichea y Spirotrichea agruparon el mayor número de especies, lo mismo que Colpodea en las bromelias y Oligohymenophorea en los crustáceos (figura 2).

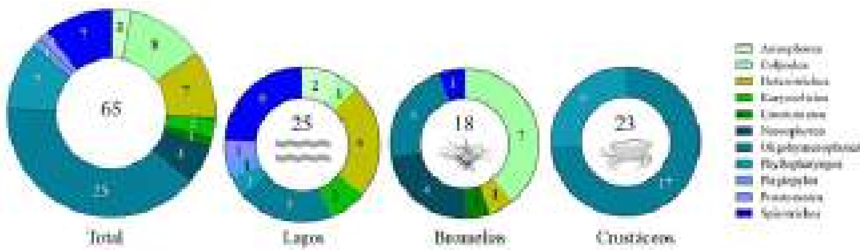


Figura 2. Riqueza específica de las comunidades de ciliados de vida libre y epibiontes, en lagos, bromelias y crustáceos del Parque Nacional Lagunas de Montebello de acuerdo con la clase a la que pertenecen.

En los lagos se registró el mayor número de clases de ciliados (nueve), mientras que en bromelias seis y en los crustáceos sólo dos.

Ciliados de lagos. Se registraron 25 especies en los lagos del PNLM considerados en el estudio. En el Lago Tziscao se registraron 20 especies y en el Lago Montebello únicamente 14. Nueve especies fueron observadas en ambos cuerpos de agua. Las muestras de la zona litoral de los lagos mostraron la mayor diversidad de especies en comparación con el perfil vertical, ya que únicamente *Colpoda ecaudata* fue identificada de muestras superficiales en el lago Tziscao y *Aspidisca* sp. de muestras profundas (3 m) en el Lago Montebello (cuadro 1).

Ciliados de bromelias. Se registraron 18 especies de ciliados en las cuatro especies de bromelias, donde en el 95% de las plantas muestreadas se registraron desde una hasta nueve especies de ciliados. *Glaucomides bromelicola* fue la especie más frecuente, ya que se observó en el 55% de las bromelias, y junto con *Bromeliophrya brasiliensis*, *Bromeliothrix metopoides*, *Lambornella* sp. y *Leptopharynx bromeliophilus*, constituyen un grupo de especies que habitan solamente en bromelias de la región Neotropical (Durán-Ramírez *et al*., 2020). El mayor número de especies de ciliados se registró habitando en *T. guatemalensis* (15), mientras en *T. multicaulis* se registraron nueve, en *C. oerstediana* ocho y en *Werauhia* sp. siete especies. *Bromeliophrya brasiliensis*, *Cyclidium glaucoma*, *G. bromelicola* y *Paracolpoda steinii* se observaron en las cuatro especies de bromelias (cuadro 1).

Ciliados de crustáceos. Se registraron 23 especies de ciliados epibiontes en las tres especies de decápodos, pertenecientes a las clases

Phyllopharyngea (6) y Oligohymenophorea (17). Los ciliados epibiontes se observaron en varias regiones del cuerpo de los crustáceos como son los pereiópodos, pleópodos, caparazón, antenas y urópodos. En el acocil *Procambarus* (*Austrocambarus*) sp., se registró el mayor número de especies de ciliados con 15 especies, principalmente en los pereiópodos del acocil, en el cangrejo *Raddaus bocourti* se registraron ocho especies de ciliados y en el cangrejo *Phrygiopilus montebelloensis* se registraron ocho especies de ciliados epibiontes distribuidas en el exoesqueleto (cuadro1).



Figura 3. Fotomicrografías de ciliados del Parque Nacional Lagunas de Montebello. a, b, d, e, h, k- m en vivo, g hematoxilina de Harris, j nigrosina de Borror, f, i, n, o, r nitrato de plata en seco, q Klein-Foissner (2014), p carbonato de plata piridinado de Fernández Galiano, c protargol de Foissner (2014). a) *Loxodes striatus*, b) *Blepharisma sinuosum*, c) *Oxytricha granulifera chiapasensis*, d) *Loxodes* sp., e. *Stentor coeruleus* f) *Stentor roeselii* g) *Euplotes eurystomus* h) *Euplotes patella* i) *Leptopharynx costatus* j) *Spirostomum teres* k) *Zoothamnium dichotomum* l) *Epistylis plicatilis* m) *Spirostomum minus* n) *Chilodonella uncinata* o) *Lembadion lucens* p) *Paramecium caudatum* q) *Emarginatophrya aspera* r) *Leptopharynx bromeliophilus*. Barra de escala a-m, p 50 µm n, o, q, r 10 µm. a, b, c, g, h, m, n. en Lago Montebello, d, e, f, j, o, p. en Lago Tziscao, i, q. en *T. guatemalensis*, k. en *Procambarus* (*Austrocambarus*) sp., l. en *R. bocourti*, r. en *C. oerstediana.*

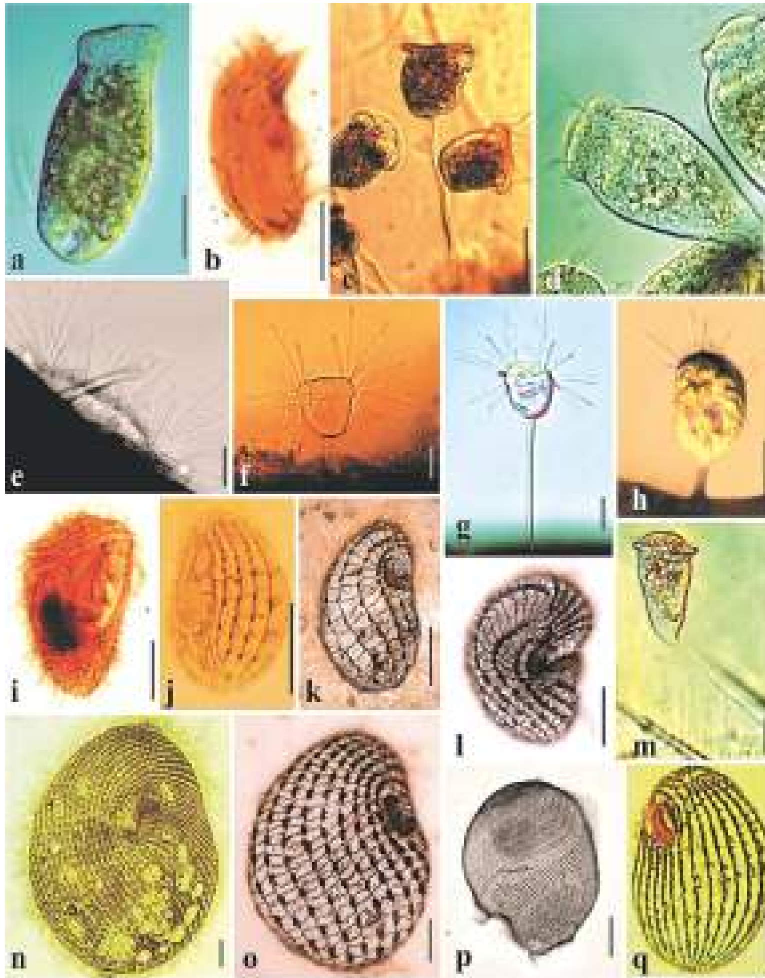


Figura 4. Fotomicrografías de ciliados del Parque Nacional Lagunas de Montebello. a, c-h, n en vivo, b, j-m, o-r nitrato de plata en seco. a) *Spathidium spathula*, b) *Drepanomonas revoluta,* c) *Vorticella campanula*, d) *Epistylis niagarae*, e) *Trichophrya epistylidis*, f) *Tokophrya cyclopum*, g) *Tokophrya quadripartita*, h) *Podophrya maupasi*, i) *Bromeliophrya brasiliensis*, j) *Cyclidium glaucoma*, k) *Paracolpoda steinii*, l) *Bromeliothrix metopoides*, m) *Vorticella chlorostigma*, n) *Colpoda cucullus*, o) *Colpoda maupasi* p) *Brachonella contorta*, q) *Glaucomides bromelicola*. Barra de escala 10 µm. a. en *T. guatemalensis*, b, k, n. en *T. multicaulis*, c, e, g. en *Procambarus* (*Austrocambarus*) sp., d, f, m. en *R. bocourti*, h. *P. montebelloensis*, i. en *C. oerstediana*, l. en *C. oerstediana*, o en *Werauhia* sp., p. en Lago Tziscao, j, q. en *T. guatemalensis*.

Cuadro 1. Distribución de las especies de ciliados de vida libre y epibiontes registradas en los lagos, crustáceos y bromelias del Parque Nacional Lagunas de Montebello. (+) presencia

		Lagos		**Bromelias**				**Crustáceos**		
Clase	**Ciliado**	**Tziscao**	**Montebello**	***Catopsis oerstediana***	***Tillandsia guatemalensis***	***Tillandsia multicaulis***	***Werauhia sp.***	***Procambarus (Austro-cambarus) sp.***	***Phrygiopilus montebel-loensis***	***Raddaus bocourti***
Armophorea	*Brachonella contorta*	+								
	Caenomorpha sp.	+								
	Bromeliothrix metopoides			+	+					
	Colpoda cucullus			+	+	+				
	Colpoda ecaudata	+								
	Colpoda lucida				+					
	Colpoda maupasi				+	+	+			
	Emarginatophrya aspera				+					
	Paracolpoda lajacola				+					
	Paracolpoda steinii			+	+	+	+			
	Blepharisma sinuosum	+								
	Blepharisma sp.						+			
	Spirostomum minus	+								
	Spirostomum teres	+	+							
	Stentor coeruleus	+	+							
	Stentor roeselii		+							
	Stentor sp.	+								
Karyorelictea	*Loxodes striatus*	+	+							
	Loxodes sp.	+								
Litostomatea	*Spathidium spathula*				+					
	Drepanomonas revoluta				+	+				
	Leptopharynx brasiliensis				+					
	Leptopharynx bromeliophilus			+	+		+			
	Leptopharynx costatus				+	+				

Clase	Ciliado	Lagos		Bromelias				Crustáceos		
		Tziscao	**Montebello**	***Catopsis oerstediana***	***Tillandsia guatemalensis***	***Tillandsia multicaulis***	***Werauhia sp.***	***Procambarus (Austro-cambarus) sp.***	***Phrygiopilus montebel-loensis***	***Raddaus bocourti***
	Bromeliophrya brasiliensis		+	+	+	+				
	Cinetochilum margaritaceum		+							
	Cothurnia imberbis							+	+	
	Cothurnia variabilis							+	+	
	Cyclidium glaucoma	+		+	+	+	+			
	Epistylis bimarginata							+		
	Epistylis hentscheli							+		
	Epistylis niagarae								+	+
	Epistylis plicatilis								+	+
	Epistylis thienemanni								+	+
	Epistylis sp. 1							+		
	Epistylis sp. 2							+		
	Epistylis sp. 3								+	+
	Glaucomides bromelicola			+	+	+	+			
	Lambornella sp.					+				
	Lembadion lucens	+	+							
	Opercularia articulata							+		
	Paramecium caudatum	+	+							
	Urocentrum turbo	+	+							
	Vorticella campanula							+		
	Vorticella chlorostigma									+
	Vorticella infusionum							+		
	Vorticella sp. 1							+		
	Vorticella sp. 2							+		
	Zoothamnium dichotomum							+		

		Lagos		Bromelias				Crustáceos		
Clase	**Ciliado**	**Tziscao**	**Montebello**	***Catopsis oerstediana***	***Tillandsia guatemalensis***	***Tillandsia multicaulis***	***Werauhia sp.***	***Procambarus (Austro-cambarus) sp.***	***Phrygiopilus montebel-loensis***	***Raddaus bocourti***
	Acineta tuberosa								+	+
	Chilodonella uncinata	+								
	Podophrya maupasi							+	+	
	Podophrya sandi									+
	Tokophrya cyclopum									+
	Tokophrya quadripartita							+		
	Trichophrya epistylidis							+		
Plagiopylea	*Plagiopyla nasuta*	+								
Prostomatea	*Coleps hirtus*	+	+							
	Aspidisca sp.	+	+							
	Euplotes aediculatus		+							
	Euplotes eurystomus	+	+							
	Euplotes patella		+							
	Halteria sp.	+								
	Oxytricha granulifera chiapa-sensis		+							
	Stylonychia sp.			+						

Discusión

Los ambientes acuáticos con sustrato kárstico de Chiapas albergan diversos grupos de organismos debido a que es una región donde se desarrolló una compleja orografía y donde además se presenta una alta disponibilidad de agua (Alcocer *et al.* 2016), sin embargo, aún se desconoce la diversidad de ciliados en estos ambientes lacustres. Recientemente, Méndez-Sánchez *et al.* (2018a) describieron una nueva subespecie de espirotrico, *Oxytricha granulifera chiapasenensis*; en el mis-

mo año, Ramírez-Ballesteros *et al*. (2018) aportaron el primer registro mundial de la relación epibiótica ciliado – crustáceo, entre *Epistylis hentscheli* y *Procambarus* (*Austrocambarus*) sp. en el estado.

De acuerdo con Mayén-Estrada *et al.* (2020), en México se presentan especies pertenecientes a las 11 clases del phylum propuestas por Lynn (2017). Los registros previos de ciliados para el estado de Chiapas correspondían primordialmente solo a la clase Litostomatea, principalmente especies endosimbiontes del tracto digestivo de mamíferos (Güiris *et al.*, 2010).

Ciliados de lagos. La diversidad de ciliados en los dos cuerpos de agua estudiados está representada por nueve de las 11 clases que comprenden el phylum. A pesar de que la diversidad de ciliados agrupada dentro de cada clase incluye una variedad de formas con diferentes hábitats y dietas, está bien documentado que la mayoría de ellos son bacterívoros, teniendo una función ecológica relevante dentro de las redes tróficas en los cuerpos de agua (Weisse, 2004; Lynn, 2008; 2017; Šimek *et al.*, 2019). La mayoría de los ciliados de vida libre registrados en los lagos del PNLM son filtradores de bacterias, por ejemplo *Aspidisca* sp. (Spirotrichea), *Cyclidium glaucoma*, *Cinetochilum margaritaceum*, *Paramecium caudatum* (Oligohymenophorea), y algunas de ellas también tienen la capacidad de filtrar partículas de mayor tamaño siendo omnívoras (consumidoras de flagelados tanto autótrofos como heterótrofos) por ejemplo *Spirostomum* spp., *Stentor* spp. (Heterotrichea), *Euplotes* spp. (Spirotrichea) *Lembadion lucens* (Oligohymenophorea), *Coleps hirtus* (Prostomatea) (Foissner y Berger, 1996; Pfister *et al.* 2002; Lynn, 2008).

Con excepción de *Oxytricha granulifera chiapanensis*, todas las especies registradas representan los primeros registros para ambos lagos del PNLM. No obstante, han sido previamente documentadas en otros cuerpos de agua dulce como especies de amplia distribución mundial (Lopes y Heckman, 1996;, Lugo-Vázquez *et al*., 1998; Song, 2000; Kreutz y Foissner, 2006; Foissner, 2006; 2007; Foissner *et al*., 2008; Mieczan, 2009; Tirjaková y Vd´ačný, 2013; Méndez-Sánchez *et al*., 2018b; Abraham *et al*., 2020). Cabe resaltar que *Brachonella contorta*, *Caenomorpha* sp. y *Plagiopyla nasuta* son especies que prefieren hábitats anaerobios (Bourland *et al*., 2017; Li *et al*., 2017; Nitla *et al*., 2019), además de que otras especies

como *Spirostomum teres* y *Loxodes striatus* son capaces de tolerar bajas condiciones de oxígeno (Fenchel y Finlay 1984; Macek *et al*., 2020). Esto indica que los dos lagos estudiados, a pesar de ser ultraoligotróficos, cuya productividad es baja o nula (Wetzel, 2001; Vera-Franco *et al*., 2015; Alcocer *et al*., 2016) cuentan con los microhábitats para el establecimiento de especies de ciliados con características eurioicas.

La mayoría de las especies se registraron en las zonas litorales con presencia de macrofitas acuáticas. Las zonas litorales suelen ser más productivas que las zonas limnéticas, debido a que están adyacentes al ecosistema terrestre (O'Sullivan y Reynolds, 2004; Wetzel, 2001). Lugo-Vázquez *et al.* (1998), Song (2000) y Méndez-Sánchez *et al*. (2018b) mencionaron que los cuerpos de agua con presencia de macrofitas acuáticas permiten el desarrollo de comunidades de ciliados, debido a que son zonas que reciclan una mayor cantidad de nutrimentos, incrementando la biomasa bacteriana y por ende la riqueza de ciliados, lo que explica la diversidad de los ciliados bacterívoros y omnívoros en ambos lagos de este estudio en contraste con la zona limnética donde únicamente una especie fue registrada en cada cuerpo de agua (perfil vertical).

La especie *Colpoda ecaudata* (estrato superficial del perfil vertical, Lago Tziscao), es una especie polisaprobia o isosaprobia (ambientes altamente contaminados con materia orgánica), condiciones no reportadas previamente en el lago Tziscao (ultraoligotrófico) (Vera-Franco *et al*., 2015). No obstante, es más común en muestras de suelo y con la habilidad de formar quistes (Foissner, 1993), por lo que su presencia en el lago puede estar atribuida a la dispersión de los quistes del medio terrestre, ya que esta especie fue solamente observada en los medios de cultivo por lo que se puede considerar como parte de la comunidad inactiva del lago Tziscao.

Las especies de *Aspidisca* tienen un hábito rastrero, es decir, que se deslizan sobre el sedimento o sobre el perifiton (Wu y Curds, 1979; Song, 2000), corroborado en el Lago Montebello, donde *Aspidisca* sp. fue la única especie observada en una muestra del fondo del perfil vertical (3 m).

Ciliados de bromelias. La familia Bromeliaceae se distribuye casi exclusivamente en la Región Neotropical (Givnish *et al*., 2007; 2011) y numerosas especies principalmente con morfología tipo tanque acumulan agua de lluvia y detritos dando lugar a la formación de un microhábitat denominado fitotelma (Maguire, 1971) tal es el caso de *C. oerstediana*, *T. guatemalensis*, *T. multicaulis* y *Werauhua* sp. Las bromelias tanque pueden llegar a ser colonizadas por bacterias, microalgas, protistas heterótrofos y animales (Benzig, 2000; Carrias *et al*., 2001; 2014; Haubrich *et al*., 2009; Hernández-Rodríguez *et al*., 2014; Ramos *et al*., 2017; 2018). Dentro del grupo de protistas heterótrofos, los ciliados son uno de los taxones más ampliamente documentados a escala geográfica, sobre todo en bromelias tanque de las Antillas (Jamaica y República Dominicana) y Sudamérica (Foissner *et al*., 2003; Durán-Ramírez *et al*., 2020). Sin embargo, la diversidad de ciliados en las bromelias de algunas regiones de México, como el sursureste, prácticamente no han sido estudiadas.

Durán-Ramírez *et al*. (2020) y Buosi *et al*. (2014, 2015) documentaron que la comunidad de ciliados en las bromelias de la Región Neotropical está conformada por especies de las 11 clases del phylum, siendo las clases Oligohymenophorea, Colpodea y Spirotrichea catalogadas como las más diversas en estos microambientes. Numerosas especies de estas clases registradas previamente en bromelias también están adaptadas a habitar en suelos (Durán-Ramírez *et al*., 2020). En las muestras de las bromelias del PNLM se observaron especies pertenecientes solo a seis de las doce clases, en donde la mayoría (siete especies) se agruparon dentro de la clase Colpodea, y pertenecen a los géneros *Bromeliothrix*, *Colpoda*, *Emarginatophrya* y *Paracolpoda*, las cuales tienen una dieta basada principalmente en bacterias, cuya importancia ecológica en el agua de las bromelias fue documentada por Haubrich *et al*. (2009).

En el estado de Chiapas se han registrado 135 especies de bromelias (Espejo-Serna *et al*., 2004) principalmente en las zonas montañosas y en la Lacandonia; sin embargo, a pesar de esta diversidad de bromelias, los resultados del presente estudio representan los primeros registros de ciliados en este tipo de microhábitats. La humedad permanente en los fragmentos de bosque de pino y mesófilo de montaña que rodean algunos de los lagos del PNLM, posibilitan que las bromelias con mor-

fología tipo tanque acumulen el agua que resulta de la precipitación pluvial, siendo este el principal factor para el establecimiento de comunidades de ciliados en bromelias (Buosi *et al.*, 2014).

El número de especies de ciliados registrados en las bromelias del presente estudio fue menor en comparación con los resultados obtenidos por Durán-Ramírez *et al.* (2015) en un fragmento de bosque mesófilo de montaña con agroecosistemas del centro de Veracruz, quienes documentaron la presencia de una comunidad conformada por 61 especies de ciliados en *Tillandsia heterophylla*; al igual que en el presente estudio, el género *Colpoda* destacó por agrupar al mayor número de especies en este tipo de microhábitats. En la misma entidad de la República Mexicana, Durán-Ramírez *et al.* (2019) reportaron que las bromelias del bosque mesófilo de montaña albergaron la mayor riqueza específica de ciliados a lo largo de un gradiente de elevación. A pesar del mayor tamaño muestral en dicho estudio, se pone de manifiesto la relevancia de este tipo de ecosistema boscoso, presente también dentro del PNLM, para la asociación entre ciliados y bromelias.

De manera contrastante, en ecosistemas como el bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala en Jalisco, donde se presenta una estacionalidad marcada, algunas bromeliáceas como *Bromelia karatas*, *Tillandsia makoyana* y *T. rothii* albergaron comunidades de ciliados con mayor riqueza específica en comparación con el número de registros de las cuatro especies de bromelias estudiadas en el PNLM (Durán-Ramírez y Mayén-Estrada, 2018; Durán-Ramírez *et al.*, 2020). La riqueza específica de ciliados en las bromelias de los bosques tropicales caducifolios se puede explicar debido a que dichas bromelias se encuentran bien adaptadas a desarrollarse en ausencia de lluvias durante varios meses del año, de modo que la poca humedad que retienen hace que estas plantas funcionen como un reservorio para ciliados que posteriormente permanecerán enquistados para sobrevivir en ausencia de agua dentro de la bromelia hasta la siguiente temporada húmeda.

En bromelias que habitan sobre los taludes a lo largo del margen del Río Paraná al sur de Brasil, Buosi *et al.* (2015) mencionaron la influencia del río sobre la estructura de la comunidad de ciliados de las bromelias, ya que los individuos de la bromelia *Aechmea distichantha* más cercanos a este cuerpo de agua, albergaron una mayor riqueza específica, cuyas

comunidades estuvieron en buena parte conformadas por especies dulceacuícolas como *Halteria grandinella*, *Paramecium multimicronucleatum* y *Vorticellides aquadulcis* entre otras. De manera contrastante en el presente estudio, sobresalió que algunas bromelias del género *Werauhia* las cuales se ubicaron como epífitas sobre las ramas cercanas a la superficie del Lago Tziscao, la composición de la comunidad de ciliados destacó por su singularidad ya que a excepción de *Cyclidium glaucoma*, ninguna otra especie de los lagos muestreados en el PNLM se observó en bromelias.

Ciliados de crustáceos. La epibiosis es una interacción ecológica que en los medios acuáticos es muy frecuente (Skelton *et al*., 2016), por lo que esta interacción en los ambientes acuáticos de Chiapas fue común, uno de los factores para que se lleve a cabo la epibiosis es la disponibilidad de sustrato (Wahl *et al*., 2012) y este sustrato fueron los crustáceos *Phrygiopilus montebelloensis*, *Raddaus bocourti* y *Procambarus* (*Austrocambarus*) sp., organismos dulceacuícolas representativos de los ambientes acuáticos de Chiapas (Álvarez *et al.* 2011). En este estudio la epibiosis se observó sobre crustáceos decápodos, coincidente con Fernandez-Leborans (2010) quien mencionó que esta relación entre ciliados y crustáceos es frecuente debido a la superficie calcificada del cuerpo del crustáceo, la cual es adecuada para la colonización siendo un sustrato semipermanente y proporcionando un hábitat óptimo para los ciliados.

La comunidad de ciliados epibiontes de crustáceos registradas en el PNLM está comprendida en dos clases de las 11 clases del phylum que corresponden a las clases Phyllopharyngea y Oligohymenophorea y dentro de ellas, numerosas especies se caracterizan por presentar una estructura de adhesión al sustrato, así como la protección, por lo que estas estructuras pueden determinar el éxito para colonizar sustratos disponibles por parte de los ciliados (Dovgal, 1998). Estas estructuras se observaron en los ciliados epibiontes de crustáceos en el PNLM, y de las 23 especies de ciliados epibiontes, 22 presentaron un pedúnculo el cual les permite a los ciliados estar adheridos a la superficie del crustáceo sin que se separe por el movimiento del basibionte o por las corrientes de agua. La especie *Trichophrya epistylidis* no presenta pedúnculo, sin embargo, es capaz de adherirse al cuerpo del crustáceo, por medio de la superficie celular (Fernandez-Leborans y Tato-Porto, 2000).

De las 23 especies que registramos en los distintos crustáceos, ninguna especie fue observada en los tres decápodos, los crustáceos que más compartieron especies fueron los dos cangrejos de la familia Pseudothelphusidae, mientras que el acocil fue el crustáceo con menor número especies de ciliados compartido con los cangrejos. En el PNLM *Acineta tuberosa* se registró en el cangrejo *P. montebelloensis* y en el acocil *Procambarus* (*Austrocambarus*) sp., este ciliado ha sido documentado previamente adherido a decápodos en diversas partes del mundo, por ejemplo, López-Ochoterena y Ochoa-Gasca (1971), Mayén-Estrada y Aladro-Lubel (1998), Vidal-Martínez *et al.* (2002) y López-Téllez *et al.* (2009) la registraron en decápodos en México; Fernandez-Leborans y Cárdenas (2009) en Chile; Dražina *et al.* (2018) en Croacia; Fernandez-Leborans (2003, 2009) en España; Fernandez-Leborans y von Rintelen (2010) en Indonesia; Matthes *et al*. (1988) en Rusia; Dale y Blom (1987) en Noruega y Dovgal (2013) en Ucrania sobre un crustáceo decápodo. La información de estos registros y la información de este estudio realizado en el PNLM, sugieren que los ciliados epibiontes tienen una distribución amplia en distintas regiones geográficas.

En lo que respecta a la distribución de ciliados epibiontes en los crustáceos, el acocil presentó mayor riqueza específica comparada con los dos cangrejos, esto puede deberse a dos factores principales: el primero corresponde a las características del cuerpo de agua en el que se registró al acocil, el cual fue en el Estanque Ya León, que carece de circulación y es un cuerpo de agua léntico con acumulación de materia orgánica, características que pueden favorecer el establecimiento de comunidades de ciliados epibiontes, mientras que, los cangrejos se registraron en ríos, que son cuerpos de agua lóticos con mayor oxigenación; el segundo factor es el cuerpo del acocil, ya que es más grande que los cangrejos; Fernandez-Leborans (2010) mencionó que la riqueza de epibiontes sobre sustratos bióticos y abióticos está estrechamente relacionada con el área de superficie, a mayor área disponible para colonizar, mayor será la riqueza específica de los ciliados, lo que sugiere que los organismos adultos son más susceptibles a la colonización que los organismos pequeños, como se observó en este estudio. Esto permite inferir que existen factores que pueden

influir en la riqueza de especies de ciliados epibiontes de crustáceos en el PNLM como el sustrato en el que se adhieren los ciliados, sin excluir a las características del cuerpo de agua.

Green (1974) mencionó que la presencia de epibiontes puede fluctuar a lo largo de un ciclo anual y presentar variaciones estacionales, Batisse (1994) documentó patrones de variación estacional en los ciliados epibiontes y un aumento de la riqueza específica en las temporadas templadas, por lo que la comunidad de ciliados epibiontes dentro del PNLM puede variar con respecto a la temporada climática, dando pauta a que la diversidad de especies dentro de la zona sea aún mayor a las 23 especies registradas como epibiontes.

El sistema epibiótico ciliados-crustáceos en el Parque Nacional Lagunas de Montebello, se observó en tres especies de crustáceos decápodos, la comunidad de epibiontes sobre los crustáceos decápodos está inmersa en la dinámica del ecosistema acuático. Los ciliados son un eslabón muy importante en la transferencia de energía a los niveles tróficos superiores (Fernandez-Leborans, 2010), es por ello, que en este trabajo hacemos hincapié en dar a conocer la diversidad de los ciliados en el PNLM para que conociendo la diversidad de organismos que habitan esta Área Natural Protegida se pueda gestionar su protección.

Conclusión

El conocimiento actual de la biodiversidad del phylum Ciliophora en ambientes epicontinentales del estado de Chiapas es escaso. A partir de la década de los años sesenta, el número de especies registradas en la República Mexicana comenzó a incrementarse paulatinamente (Mayén-Estrada *et al*., 2014), sin embargo, entidades del país como Chiapas, permanecen hasta hoy poco estudiadas desde el punto de vista ciliatológico. La diversidad de hábitats en esta región de México, como lagos, ríos, cenotes, cuevas y extensas porciones de bosques tropicales representan hábitats propicios para el estudio de las comunidades de este grupo de protistas. Asimismo, con la sofisticación de las técnicas de microscopía y de biología molecular durante los últimos años, se pueden llevar a cabo estudios que permitan ampliar el conocimiento taxonómico, ecológico y

genético sobre este grupo. La biodiversidad de los ciliados registrados en este estudio está comprendida en nueve de las 11 clases reportadas para el phylum Ciliophora, sin embargo, no se descarta la posibilidad de que organismos pertenecientes a las dos clases faltantes puedan estar presentes en el Parque Nacional Lagunas de Montebello.

Agradecimiento

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM y al CONACYT por las becas otorgadas a CADR, DMS y MRB para los estudios de posgrado. Agradecemos a la comunidad de Tziscao que nos permitió el acceso al PNLM. Apreciamos el apoyo técnico de los profesores de la Facultad de Ciencias, UNAM: M. en F. P. A. B. Bieler-Antolín, M. en C. A. Martínez-Mena†, M. en C. I. Morales-Salas y Biól. M. Reyes-Santos†.

Referencias documentales

Abraham, J. S., Gupta, R., Somasundaram, S., Naqvi, I., Maurya, S., Toteja, R., Makhija, S. 2020. Faunistic study on the freshwater ciliates from Delhi, India. bioRxiv, en prensa DOI: 10.1101/2020.07.06.189001

Adl, S., Bass, D., Lane, C., Lukeš, J., Schoch, C., Smirnov, A., Agatha, S., Berney, C., Brownk, M., Burki, F., Cárdenas, P., Čepička, I., Chistyakova, L., del Campo, J., Dunthorn, M., Edvardsen, B., Eglit, Y., Guillou, L., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., James, T., Karpov, S., Kim, E., Kolisko, M., Kudryavtsev, A., Lahr, D., Lara, E., Gall, L., Lynn, D., Mann, D., Massana, R., Mitchell, A. E., Morrow, C., Park, J. S., Pawlowski, J., Powell, M., Richter, D., Rueckert, S., Shadwick, L., Shimano, S., Spiegel, F., Torruella i Cortes, G., Youssef, N., Zlatogursky, V., Zhang, Q. 2019. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 66:4-119.

Aguilar-Sierra, V., Álvarez-Noguera, F. 2011. Recuento de la diversidad de especies de Chiapas registrada en el SNIB, F. Álvarez-Noguera, compiladores, Chiapas: estudios sobre su diversidad biológica, UNAM, México, pp. 29-34.

Aladro-Lubel, M., Mayén-Estrada, R. y Reyes-Santos, M., 2006. Listados Faunísticos de México XI. Registro actualizado de Ciliados (agosto, 2004). México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Alcocer, J., Oseguera, L., Sánchez, G., González, C., Martínez, J., González, R. 2016. Bathymetric and morphometric surveys of the Montebello lakes, Chiapas. *Journal of Limnology* 75(S1):56-65.

Álvarez, F., Villalobos, J., Elías-Gutiérrez, M., Rivera, G. 2011. Crustáceos dulceacuícolas y terrestres de Chiapas. En: F. Álvarez, (Eds), Chiapas. Estudio Sobre su Diversidad Biológica. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, pp. 209-297.

Aristeo-Hernández, J. 2017. Estudio de ciliados asociados a moluscos dulceacuícolas (Bivalvia y Gasteropoda) de cuerpos de agua dulce continentales de Chiapas y Oaxaca, México. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Batisse, A. 1994. Sous-classe des Chonotrichia Wallengren, 1895. En: P. Grassé, (Ed), Traité de Zoologie. Masson, Paris, Francia, pp. 433-473.

Benzing, D. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation.* Cambridge University Press, New York.

Berger, H.1999. Monograph of the Oxytrichidae (Ciliophora, Hypotrichia). Springer-Sciences. United Kingdom.

Bourland, W., Rotterová, J., Čepička, I. 2017. Redescription and molecular phylogeny of the type species for two main metopid genera, *Metopus es* (Müller, 1776) Lauterborn, 1916 and *Brachonella contorta* (Levander, 1894) Jankowski, 1964 (Metopida, Ciliophora), based on broad geographic sampling. *European Journal of Protistology* 59:133-154.

Buosi, P. Cabral, A., Utz, L., Vieira, L., Velho, L. 2015. Effects of seasonality and dispersal on the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata in riparian vegetation of a large tropical river. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 62(6):737-749

Buosi, P., Utz, L., de Meira, B., Segóvia da Silva, B., Lansac-Tôha, F., Lansac-Tôha, F., Velho, L. 2014. Rainfall influence on species composition of the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata. *Zoological Studies* 53:1-12.

Carrias, J., Céréghino, R., Brouard, O., Pélozuelo, L., Dejean, A., Couté, A., Corbara, B., Leroy, C. 2014. Two coexisting tank bromeliads host distinct algal communities on a tropical inselberg. *Plant Biology* 16(5):997-1004.

Carrias, J., Cussac, M., Corbara, B. 2001. A preliminary study of freshwater protozoa in tank bromeliads. *Journal of Tropical Ecology* 17:611-617.

Comisón Nacional del Agua (CONAGUA). 2018. Atlas del agua en México 2018. Biblioteca Mexicana del Conocimiento. México.

Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). 2012. Atlas del agua en México 2012. Comisión Nacional del Agua. México.

Curds, C. 1985a. A revision of the Suctoria (Ciliophora, Kinetofragminophora). 1. *Acineta* and its morphological relatives. *Bulletin of the British Museum of Natural History. Zoology* 48:75-129.

Curds, C. 1985b. A revision of the Suctoria (Ciliophora, Kinetofragminophora). 3. *Tokophrya* and its morphological relatives. *Bulletin of the British Museum of Natural History. Zoology* 49(2):167-193.

Dale, T., Blom, G. 1987. Epigrowth organisms on reared larvae of the European lobster, *Homarus Gammarus*. *Fauna* 40:16-19.

Dragesco, J., Dragesco-Kernéis, A. 1986. Ciliés libres de l'Afrique intertropicale: introduction à la connaissance et à l'étude des ciliés. *Faune tropicale* 26:1-559.

Dovgal, I. 2013. Fauna of Ukraine: 40 (36) Ciliates-Ciliophora. Issue 1: Class Suctorea. Naukova Dumka, Kiev, Ucrania.

Dovgal, I. 2002. Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora). *Protistology* 2(4):194-270.

Dovgal, I. 1998. Hydrodynamic evolutionary factors for the spatial structure of encrusting communities. *Paleontological Journal* 32(6):559-562.

Dražina, T., Korša, A., Špoljar, M., Maguire, I., Klobučar, G. 2018. Epifauna of native and alien freshwater crayfish species (Crustacea: Decapoda): a host-specific community? *Freshwater Science* 37(3):593-604.

Durán-Ramírez, C., Mayén-Estrada, R., Dias, R. 2020. Checklist of ciliates (Alveolata: Ciliophora) that inhabit in bromeliads from the Neotropical Region. *Zootaxa* 4895 (1): 001-036.

Durán-Ramírez, C., Mayén-Estrada, R., Romero-Niembro, V. 2019. Ciliate community structure in bromeliads of different types of vegetation in eastern Mexico. *Acta Protozoologica* 58(3):155-165.

Durán-Ramírez, C., Mayén-Estrada, R. 2018. Ciliate species from tankless bromeliads in a dry tropical forest and their geographical distribution in the Neotropics. *Zootaxa* 4497(2): 241-257.

Durán-Ramírez, C., García-Franco, J., Foissner, W., Mayén-Estrada, R. 2015. Free living ciliates from epiphytic tank bromeliads in Mexico. *European Journal of Protistology* 51:15-33.

Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A., Ramírez-Morillo, I., Holst, B., Luther, H., Hill, W. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* 25:33-86.

Fenchel, T., Finlay, B. 1984. Geotaxis in the ciliated protozoon *Loxodes*. *Journal of Experimental Biology* 110:17-33.

Fernández-Galiano, D. 1976. Silver impregnation of ciliated protozoa: procedure yielding good results with the pyridinated silver carbonate method. *Transactions of the American Microscopical Society* 95:557-560.

Fernandez-Leborans, G. 2010. Epibiosis in Crustacea: an overview. *Crustaceana* 83(5):549-640.

Fernandez-Leborans G., von Rintelen C. 2010. Biodiversity and distribution of epibiontic communities on *Caridina ensifera* (Crustacea, Decapoda, Atyidae) from Lake Poso, comparison with another ancient lake system of Sulawesi (Indonesia). *Acta Zoologica* 91:163-175.

Fernandez-Leborans, G. 2009. A review of recently described epibioses of ciliate Protozoa on Crustacea. *Crustaceana* 82(2):167-189.

Fernandez-Leborans, G., Cárdenas, C. 2009. Epibiotic protozoan communities on juvenile southern king crabs (*Lithodes santolla*) from subantarctic areas. *Polar Biology* 32:1693-1703.

Fernandez-Leborans, G. 2003. Ciliate-decapod epibiosis in two areas of the north-west Mediterranean coast. *Journal of Natural History* 37:1655-1678.

Fernandez-Leborans, G., Tato-Porto, M. 2000. A review of the species of protozoan epibionts on crustaceans. II. Suctorian Ciliates. *Crustaceana* 73(10):1205-1327.

Foissner, W. 2016. Terrestrial and semiterrestrial ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Venezuela and Galapagos. *Denisia* 35:1-912.

Foissner, W. 2014. An update of 'basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa'. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 64: 271-292.

Foissner, W. 2013. Description of *Glaucomides bromelicola* n. gen., n. sp. (Ciliophora, Tetrahymenida), a macrostome-forming inhabitant of bromeliads (Bromeliaceae), including redescriptions of *Glaucoma scintillans* and *G. reniformis*. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 60:137-157.

Foissner, W. 2010. Life cycle, morphology, ontogenesis, and phylogeny of *Bromeliothrix metopoides* nov. gen., nov. spec., a peculiar ciliate (Protista, Colpodea) from tank bromeliads (Bromeliaceae). *Acta Protozoologica* 49(3):159-193.

Foissner, W., Chao, A., Katz, L. 2008. Diversity and geographic distribution of ciliates (Protista: Ciliophora). *Biodiversity and Conservation* 17(2):345-363.

Foissner, W. 2007. Dispersal and biogeography of protists: Recent advances. *Japan Journal of Protozoology* 40:1-16.

Foissner, W. 2006. Biogeography and dispersal of micro-organisms: A review emphasizing protists. *Acta Protozoologica* 45:111-136.

Foissner, W. 2003. Morphology and ontogenesis of *Bromeliophrya brasiliensis* gen. n., sp. n., a new ciliate (Protozoa: Ciliophora) from Brazilian tank bromeliads (Bromeliaceae). *Acta Protozoologica* 42:55-70.

Foissner, W., Strüder-Kypke, M., van der Staay, G., Moon-van der Staay, S., Hackstein, J. 2003. Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined morphological, molecular, and ecological study. *European Journal of Protistology* 39:365-372.

Foissner, W., Berger, H., Schaumburg, J. 1999. Identification and ecology of limnetic plankton ciliates. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft.

Foissner, W. 1993. Colpodea (Ciliophora). G. Fischer Verlag, New York.

Foissner, W. 1984. Silberliniensystem und Biometrie einiger neuer und wenig bekannter terrestrischer, limnischer und mariner Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus den Klassen Kinetofragminophora, Colpodea und Polyhymenophora. *Stapfia* 12:1-165.

Foissner, W. 1979a. Taxonomische Studien über die Ciliaten des Grossglocknergebietes (Hohe Tauern, Österreich). VIII. Familie Nassulidae. *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Lin.* 25:199-208.

Foissner, W. 1979b. Taxonomische Studien über die Ciliaten des Großglocknergebietes (Hohe Tauern, Österreich). Familien Microthoracidae, Chilodonellidae und Furgasoniidae. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien* 188:27-43.

Foissner, W., Berger, H. 1996. A user friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology* 35:375-482.

Foissner, W., Berger, H. y Kohmann, F. 1995. Taxonomische und Ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystemns- Band IV: Gymnostomatea, Loxodes, Suctoria. Inormationsberichte Bayer. *Landesamtes für wassewirschaft* 1/95:1-540.

Foissner, W., Berger, H., Kohmann, F. 1994. Taxonomische und Ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems – Band III: Hymenostomata, Prostomatida, Nassulida. Informationsberichte Bayer. *Landesamtes für wasserwirschaft* 1/94:1-548.

Foissner, W., Blatterer, H., Berger, H., Kohmann, F. 1992. Taxonomische und Ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems – Band II: Peritrichia, Heterotrichida, Odontostomatida. Informationsberichte Bayer. *Landesamtes für wasserwirschaft* 5/92: 1-502.

Foissner, W., Blatterer, H., Berger, H., Kohmann, F. 1991. Taxonomische und Ökologische

Revision der Ciliaten des Saprobiensystems – Band I: Cyrtophorida, Oligotrichida, Hypotrichia, Colpodea. Informationsberichte Bayer. *Landesamtes für wasserwirschaft* 1/91: 1-487.

García E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana: Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.

Givnish, T., Barfuss, M., van E, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P., Jabaily, R., Crayn, D., Smith, J., Winter, K., Brown, G., Evans, T., Holst, B., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P.,

Sytsma, K. J. 2011. Phylogeny, adaptative radiation and historical biogeography in Bromeliaceae. Insights from an eight- locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98(5):872-895.

Givnish, T., Millam, K., Berry, P., Sytsma, K. 2007. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. *Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 23(1):3-26.

Green, J. 1974. Parasites and epibionts of Cladocera. *Zoological Society of London* 32:417-515.

Guggiari, M., Peck, R. 2008. The bacterivorous ciliate *Cyclidium glaucoma* isolated from a sewage treatment plant: molecular and cytological descriptions for barcoding. *European Journal of Protistology* 44(3):168-180.

Güiris, A. Rojas, H., Berovides, A., Sosa, P., Pérez, E., Cruz, A., Chávez, H., Moguel, A., Jimenez-Coello, M., Ortega-Pacheco, A. 2010. Biodiversity and distribution of helminths and protozoa in naturally infected horses from the biosphere reserve “La Sierra Madre de Chiapas”, México. *Veterinary Parasitology* 170(3-4):268-277.

Haubrich, C., Pires, A., Esteves, F., Farjalla, V. 2009. Bottom-up regulation of bacterial growth in tropical phytotelm bromeliads. *Hydrobiologia* 632(1):347-353.

Hernández-Rodríguez, B., Estrada-Vargas, L., Novelo, E. 2014. Las microalgas de *Tillandsia multicaulis* Steud. (Bromeliaceae) de la Reserva Ecológica La Martinica, Veracruz. *TIP. Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 17(2):117-125.

Kahl, A. 1930-1935. Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). En F. Dahl, (Ed), Die Tierwelt Deutschlands, G. Fischer, Jena.

Klein, B. 1958. The dry silver method and its proper use. *Journal of Protozoology* 5:99-103.

Kreutz, M., Foissner, W. 2006. The sphagnum ponds of Simmelried in Germany: a biodiversity Hot-Spot for microscopic organisms. *Protozoological Monographs* 3:1-267.

Lee, J., Leedale, G., Bradbury, P. 2000. An illustrated guide to the Protozoa. 2nd Edition. Vol. I Society of Protozoologist, Kansas, USA.

Lee, J., Small, E., Lynn, D., Bovee, E. 1985. Some techniques for collecting, cultivating and observing protozoa. En: Lee, J., Hutner, S., Bovee, E. (Eds) An illustrated guide to the protozoa. Society of Protistologists. United States of America. pp. 1-7.

Li, S., Bourland, W., Al-Farraj, A., Li, F., Hu, X. 2017. Description of two species of caenomorphid ciliates (Ciliophora, Armophorea): morphology and molecular phylogeny. *European Journal of Protistology* 61:29-40.

Lopes, H. E., Heckman, C. W. 1996. The seasonal sucession of biotic communities in wetlands of the Tropical wet-and-dry climatic zone: IV. The free-living sarcodines and ciliates of the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 81:367-384.

López-Ochoterena, E., Ochoa-Gasca, E. 1971. Protozoarios ciliados de México. XVII. Algunos aspectos biológicos de veinte especies epizoicas del crustáceo *Cambarellus montezumae zempoalensis* Villalobos. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 13(3):221-231.

López-Téllez, A., Vidal-Martínez, V., Overstreet, R. 2009. Seasonal variation of ectosymbiotic ciliates on farmed and wild shrimps from coastal Yucatan, Mexico. *Aquaculture* 287:271-277.

Lugo-Vázquez, A., Alcocer, J., Sánchez, M., Escobar, E. 1998. Littoral protozoan assemblages from two Mexican hyposaline lakes. *Hydrobiologia* 381:9-13.

Lynn, D.H. 2017. Ciliophora. en J. Archibald., A. Simpson., C. Slamovits, eds., Handbook of the protists. Switzerland: Springer. 679-730.

Lynn, D. 2008. The Ciliated Protozoa. Characterization, classification, and guide to the literature. New York: Springer Science.

Lynn, D. 1976. Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida. Structural conservatism hypothesis and a description of *Colpoda steinii* Maupas. *Journal of Protozoology* 23(2):302-314.

Lynn, D. 1974. Comparative Ultrastructure and Systematics of the Colpodida. Tesis Doctoral, University of Toronto, Toronto.

Macek, M., Sánchez-Medina, X., Picazo, A., Peštová, D., Bautista-Reyes, F., Montiel-Hernández, J., Alcocer, J., Merino-Ibarra, M., Camacho, A. 2020. *Spirostomum teres*: a long term study of an anoxic-hypolimnion population feeding upon photosynthesizing microorganisms. *Acta Protozoologica* 59:13-38.

Maguire, Jr. B. 1971. Phytotelmata: biota and community structure determination in plant-held waters. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 2:439-464.

Matthes, D., Guhl, W. y Haider, G. 1988. Suctoria und Urceolariidae (Peritricha). Gustave Fischer Verlag. Stuttgart. New York.

Mayén-Estrada, Reyes-Santos, M., Durán-Ramírez, C., Olvera-Bautsta, F., Vicencio-Aguiar, M., Romero Niembro, V. 2020. Protistas ciliados y flagelados heterótrofos. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Informe final SNIB CONABIO, Proyecto No. KT003. Ciudad de México.

Mayén-Estrada, R., Durán-Ramírez, C., Romero Niembro, V., Reyes-Santos, M., Vicencio-Aguilar, M., Medina-Durán, J., Olvera-Bautsta, F. 2016 Mexican geographical distribution of *Balantidium coli* (Ciliophora, Litostomatea, Balantidiidae) and some notes of Latin America balantidiosis. *Revista Brasileira de Zoociências* 17(1): 132-139.

Mayén-Estrada, R., Reyes-Santos, M., Aguilar-Aguilar, R. 2014. Biodiversidad de Ciliophora en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:34-43.

Mayén-Estrada, R., Aladro-Lubel, M. 1998. Tres especies de suctores (Protozoa: Ciliophora) ectosimbiontes del acocil *Cambarellus patzcuarensis*. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* 69(1):1-12.

Méndez-Sánchez, D., Mayén-Estrada, R., Luo, X., Hu, X. 2018a. A new subspecies of *Oxytricha granulifera* (Hypotrichia: Oxytrichidae) from Mexico, with notes on its morphogenesis and phylogenetic position. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 65(3): 357-371.

Méndez-Sánchez, D., Sánchez-Nava, P., Mayén-Estrada, R. 2018b. Free-living ciliates from a perturbed marsh in Central Mexico: some notes about taxonomy and ecology. *Protistology* 12(4):173-184.

Mieczan, T. 2009. Ciliates in Sphagnum peatlands: vertical micro-distribution, and relationship of species assemblages with environmental parameters. *Zoological Studies* 48:33-48.

Nenninger, U. 1948. Die Peritrichen der Umgebung von Erlangen mit besonderer Berücksichtigungihrer Wirtsspezifizität. *Zoologische Jahrbücher* 77:169-266.

Nitla, V., Serra, V., Fokin, S., Modeo, L., Verni, F., Sandeep, V., Kalavati, C., Petroni, G. 2019. Critical revision of the family Plagiopilydae (Ciliophora: Plagiopylea), including the description of two novel species, *Plagiopyla ramani* and *Plagiopyla narasimhamurtii*, and redescription of *Plagiopyla nasuta* Stein, 1860 from India. *Zoological Journal of the Linnean Society* 186:1-45.

Omar, A., Foissner, W. 2013. Description of two new *Drepanomonas* taxa and an account on features defining species in *Drepanomonas* Fresenius, 1858 (Ciliophora, Microthoracida). *European Journal of Protistology* 49(3):420-437.

Omar, A., Foissner, W. 2012. Neotypification and ontogenesis of *Leptopharynx costatus costatus* Mermod, 1914. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59(3):268-286.

Omar, A., Foissner, W. 2011. Description of *Leptopharynx bromeliophilus* nov. spec. and *Leptopharynx australiensis* nov. spec. (Ciliophora, Nassulida). *Acta Protozoologica* 50:89-103.

O'Sullivan, P., Reynolds, C. 2004. The lakes handbook limnology and limnetic ecology, Vol I. Blackwell Publishing, Australia.

Penard, E. 1922. *Études sur les infusoires d›eau douce.* Georg y Cie, Génova.

Pfister, G., Auer, B., Hartmut, A. 2002. Pelagic ciliates (Protozoa, Ciliophora) of the different brackish and freshwater lakes – a community analysis at the species level. *Limnologica* 32:147-168.

Ramírez-Ballesteros, M., Fernandez-Leborans, G., Mayén-Estrada, R. 2018. New record of *Epistylis hentscheli* (Ciliophora, Peritrichia) as an epibiont of *Procambarus* (*Austrocambarus*) sp. (Crustacea, Decapoda) in Chiapas, Mexico. *Zookeys* 782:1-9.

Ramos, G., Bicudo, C., Moura, C. 2018. Diversity of green algae (Chlorophyta) from bromeliad phytotelmata in areas of rocky outcrops and" restinga", Bahia state, Brazil. *Rodriguésia* 69(4):1973-1985

Ramos, G., de Mattos Bicudo, C., do Nascimento Moura, C. W. 2017. Algae in phytotelmata from Caatinga: first record of the genus *Rhopalosolen* Fott (Chlorophyta) for Brazil. *Check List* 13:403-410.

Šimek, K., Grujčić, V., Nedoma, J., Jezberová, J., Šorf, M., Matoušů. A., Pechar, L., Posch, T., Bruni, E. P., Vrba, J. 2019. Microbial food webs

in hypertrophic fishpond: omnivorous ciliate taxa are major protistan bacterivores. *Limnology and Oceanography* 64:2295-2309.

Skelton, J., Doak, S., Leornard, M., Creed, P., Brown, L. 2016. The rules for symbionts community assembly change along a mutualism-parasitism continuum. *Journal of Animal Ecology* 85:543-853.

Small, E. 1967. The Scuticociliatida, a new order of the class Ciliatea (phylum Protozoa, subphylum Ciliophora). *Transactions of the American Microscopical Society* 86(4):345-370.

Song, B. 2000. A comparative study on planktonic ciliates in two shallow mesotrophic lakes (China): species composition, distribution and quantitative importance. *Hydrobiologia*. 427:143-153.

Stiller, J. 1971. Szájkoszorús Csillósdk-Peritricha. *Fauna Hung* 105:1-245.

Tirjaková, E., Vďačny, P. 2013. Analysis and evolution of water quality of the upper Váh river (northern Slovakia) by long-term changes in the community structure of ciliates (Protista: Ciliophora). *Biología* 68:667-678.

Vera-Franco, M., Hernández-Victoria, P., Alcocer, J., Ardiles-Gloria, V., Oseguera, L. 2015. Concentración y distribución vertical de la clorofila-a fitoplanctónica en los lagos de Montebello, Chiapas. En: J. Alcocer., M. Merino-Ibarra., E. Escobar-Briones, (Comp), Tendencias de Investigación en Limnología Tropical: Perspectivas Universitarias en Latinoamérica. Asociación Mexicana de Limnología, A. C., Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. México. pp. 107-114.

Vidal-Martínez, V., Jiménez-Cueto, A., Simá-Álvarez, R. 2002. Parasites and symbionts of native and cultured shrimps from Yucatán, Mexico. *Journal of Aquatic Animal Health* 14:57-64.

Warren, A. 1986. A revision of the genus *Vorticella* (Ciliophora: Peritrichida). *Bulletin of the British Museum Natural History. Zoology* 50(1):1-57.

Warren, A., Paynter, P. 1991. A revision of *Cothurnia* (Ciliophora Peritrichida) and its morphological relatives. *Bulletin of the British Museum of Natural History. Zoology* 57(1):17-59.

Wahl, M., Goecke, F., Labes, A., Dobretsov, S., Weinberger, F. 2012. The second skin: ecological role of epibiotic biofilms on marine organisms. *Frontiers in Microbiology* 3(292):1-21.

Weisse, T. 2004. Pelagic microbes–protozoa and the microbial food web. En: O´Sullivan P., Reynolds C. (Comp.), The lakes handbook, Vol. 1. Limnology and limnetic ecology. Blackwell Publising. Australia. pp. 417-460.

Wetzel, R. G. 2001. Limnology. Lake and river ecosystems. Academic Press. California.

Wu, I., Curds, C. 1979. A guide to the species of the genus *Aspidisca*. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 36:1-34.

Capítulo 6

Los peces actinopterigios del Cenomaniano de Chiapas y sus relaciones biogeográficas

Bruno Andrés Than-Marchese[1*], Jesús Alberto Díaz-Cruz[2], Kleyton Magno Cantalice[3], Jesús Alvarado-Ortega[3]

Resumen

El registro fósil de actinopterigios en el estado de Chiapas incluye asociaciones desde el período Cretácico (Cenomaniano, Campaniano, Maastrichtiano) hasta el Neógeno (Mioceno). Entre éstas, las más antiguas se remontan cerca de 100 millones de años, durante el Cenomaniano y han sido recuperadas desde hace más de una década en los sedimentos marinos expuestos en las canteras El Espinal y El Chango de la Formación Cintalapa, Grupo Sierra Madre en el municipio de Ocozocoautla de Espinosa. Actualmente, estas localidades son consideradas verdaderos sitios de conservación extraordinaria, o *konservat-lagesrtätten*, debido al excelente grado de

[1] Programa de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte # 1150, colonia Lajas Maciel, C.P. 29030, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
[2] Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. C.P. 04510, Delegación Coyoacán, Ciudad de México.
[3] Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, Delegación Coyoacán, Distrito Federal.
[*] Autor para correspondencia: bruthmar@gmail.com

preservación, riqueza y diversidad taxonómica de sus fósiles, entre los cuales también se cuentan restos de plantas, equinodermos, bivalvos, amonoideos, gasterópodos, crustáceos e insectos. Los yacimientos de la Formación Cintalapa son sitios emblemáticos en la historia de la paleontología de Chiapas; su descubrimiento coincidió con el establecimiento del primer museo temático estatal, el Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera y dio el impulso necesario para la formación de los primeros paleoictiólogos de Chiapas. La diversidad paleofaunística de actinoterigios del Cenomaniano en la entidad hasta ahora recuperada incluye acantomorfos, clupeomorfos, aulopiformes, gonorhynquiformes, ichthyiodectiformes, semionotiformes y pycnodontiformes. En este capítulo se hace una revisión de los taxones hasta ahora reportados para la entidad, así como, la comparación entre las ictiofaunas del Cenomaniano-Turoniano presentes en los dominios del Mar Tethys y se valora su significado paleobiogeográfico a través de un análisis empleando un índice de similitud. Con base en los resultados obtenidos, se propone que biogeográficamente las asociaciones de peces actinopterigios Cenomaniano-Turoniano del Mar Tethys pueden diferenciarse en dos regiones biogeográficas sustentadas por similitudes taxonómicas y climáticas. Las localidades El Chango y El Espinal están cercanamente relacionadas con las asociaciones de Eslovenia, Francia, Israel, Líbano, Marruecos y Portugal.

Palabras claves: Actinopterygii, Chiapas, Cenomaniano, Formación Cintalapa, Mar de Tethys.

Introducción

Los peces son el grupo de vertebrados más diverso y ampliamente distribuido en el mundo al representar más de la mitad de las especies de cordados (Nelson, 2006; Nelson *et al*., 2016). No obstante, el término Pez no tiene significado taxonómico estricto porque no representan un grupo monofilético (Nelson, 2006), sino un conjunto parafilético de vertebrados que poseen cráneo, tienen todo su ciclo

vital en el agua, desarrollan aletas y respiran a través de branquias que usan a lo largo de la vida (Bond, 1996; Nelson, 2006). Actualmente cerca de 30 500 especies son miembros de la subclase Actinopterygii, que representan el 95 % de todos los peces vivientes (Bond, 1996; Nelson *et al.*, 2016). Este grupo se originó durante el Silúrico y es conocido comúnmente como "peces de aletas radiadas".

La subclase Actinopterygii se caracterizan por poseer aletas formadas por radios y/o espinas óseas; poseen una sola apertura branquial cubierta por el hueso opercular; presentan escamas del tipo ganoide, cicloide y ctenoide; espiráculo ausente, radios pectorales articulados con el escapulocoracoides; interopéculo y radios branquiostegos normalmente presentes, placa gular usualmente ausente; nostrilos internos ausentes y nostrilos posicionados relativamente arriba de la cabeza (Long, 2010; Nelson *et al.*, 2016). Los miembros de Actinopterygii son cosmopolitas y se pueden encontrar habitando una gran variedad de ecosistemas desde las profundas fosas marinas hasta arroyos localizados en cimas de montañas, incluyendo también ambientes con condiciones extremas (Helfman *et al.*, 2009).

Los actinopterigios en el estado de Chiapas

La ictiofauna reciente del estado de Chiapas está representada por 385 especies de la subclase Actinopterygii, tanto de hábitos marinos como continentales, que se agrupan en 24 órdenes, 72 familias y 192 géneros (Rodiles-Hernández *et al.*, 2013). No obstante, el registro de especies fósiles y morfoespecies (conjunto de individuos bajo similitud morfológica sin asignación taxonómica a nivel especie) de actionopterigios en Chiapas es escaso comparado con otras localidades en México (*e.g.* Cantera Tlayúa, Puebla), así mismo, aunque su estudio formal comenzó de manera aislada entre los siglos XIX y XX, la investigación sistemática y continua se remonta a hace aproximadamente 20 años (e.g. Cope, 1871; Sapper, 1899; Müllerried, 1951; Ovalles-Damián y Alvarado-Ortega, 2002; Alvarado-Ortega *et al.*, 2006, 2009; entre otros). Hecho por el cual durante las últimas dos décadas los actinopterigios fósi-

les de Chiapas han sido reconocidos como componentes importantes en las asociaciones fósiles del Cenomaniano (Formación Cintalapa), Campaniano (Formación Angostura) y Maastrichtiano (Formación Ocozocoautla) en el Cretácico tardío, así como durante Paleoceno (Formación Tenejapa/Lacandón) y Mioceno (Formación Ixtapa) que se distribuyen en los municipio de Ixtapa, Ocozocoautla de Espinosa, Palenque, Salto de Agua y Tzimol, (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009; 2015; 2020; Cantalice y Alvarado-Ortega, 2019; Carbot-Chanona y Than-Marchese, 2013).

La asociación de actinopterigios fósiles de Chiapas más abundante y mejor estudiada proviene de los sedimentos marinos de las canteras El Chango y El Espinal, canteras correlacionadas por la similitud en sus asociaciones de peces (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009), temporalmente asignadas al Cenomaniano Temprano de la Formación Cintalapa del Grupo Sierra Madre (Alvarado-Ortega y Than-Marchese, 2012; 2013; Moreno-Bedmar *et al.*, 2014). Teniendo en consideración la controversia existente entre la edad en ambos yacimientos reflejada en la literatura (*e.g.* Alvarado-Ortega 2009; Vega *et al.*, 2006), en este trabajo nos referiremos a estas localidades como integrantes de la Formación Cintalapa basados en la similitud entre taxones de actinopterigios de ambas localidades, por tanto son considerados cenomanianos. En este capítulo se aborda el registro, hasta ahora conocido, de los actinopterigios fósiles de edad Cenomaniano (Cretácico tardío) descubiertos en el territorio de Chiapas, cuya diversidad es comparable con aquella presente en localidades del Cenomaniano-Turoniano en América del Norte, Europa, Medio Oriente y África (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009), asimismo se establecen las posibles relaciones paleobiogeográficas de las ictiofaunas en el Mar de Tethys.

Material y método

Área de estudio

Las canteras El Chango y El Espinal (figura 1), ubicadas en el municipio de Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, descubiertas hacia finales

de siglo pasado. Actualmente son yacimientos paleontológicos considerados *Lagerstätten* por la buena preservación de sus fósiles. Ambas localidades fosilíferas están inmersas en la Formación Cintalapa, la cual previamente fue estudiada y nombrada por diferentes autores (*e.g.* Steel y Waite, 1986). Alvarado-Ortega y Than-Marchese (2012, 2013) y Moreno-Bedmar *et al.* (2014) han discutido ampliamente la geología regional, asignando la edad Cenomaniano a los yacimientos de la Formación Cintalapa del Grupo Sierra Madre. Tanto El Chango como El Espinal son pequeños sitios paleontológicos donde afloran dolomías y calizas con laminación milimétrica depositadas posiblemente en condiciones marinas poco profundas, tropicales, o en caso contrario, en un lago estuarino o salado, con aportes efímeros de agua dulce (*e.g.* Vega *et al.*, 2006). De estas localidades se ha recuperado un conjunto fósil rico y bien conservado que incluye plantas, amonitas, bivalvos, artrópodos y peces (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009; Garassino *et al.*, 2013; González-Ramírez *et al.*, 2011; Moreno-Bedmar *et al.*, 2014; Than-Marchese *et al.*, 2020; Vega *et al.*, 2006; 2007, entre otros).

Revisión faunística

En el presente trabajo se llevó a cabo una revisión de los estudios de peces fósiles actinopterigios del Cenomaniano de Chiapas, publicados en revistas científicas especializadas, libros, capítulos de libros, resúmenes de congresos, tesis de grado y artículos de divulgación. También se revisaron de manera directa ejemplares depositados en los acervos del Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera (IHNFG) de la Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural (SEMAHN), Chiapas; Museo de Paleontología de la Facultad de Ciencias (FCMP) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, e Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), Chiapas.

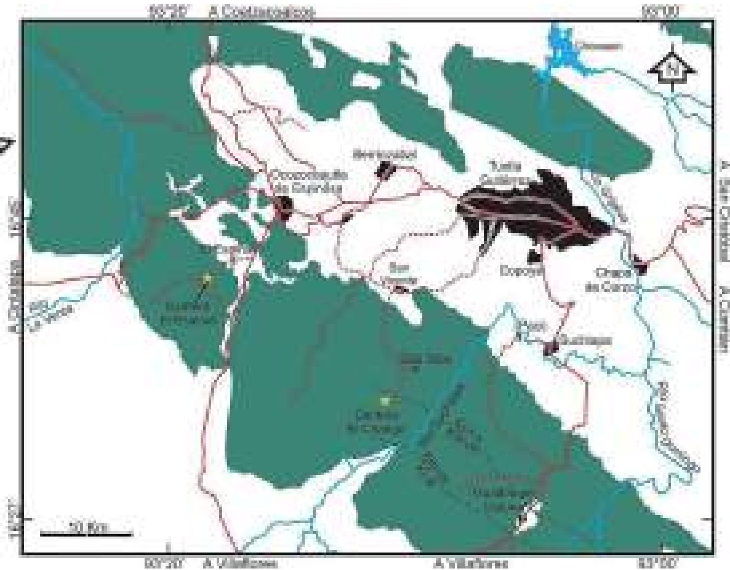


Figura 1. Mapa de localidades con presencia de la clase Actinopterygii de la Formación Cintalapa, Chiapas. Las estrellas señalan la ubicación de las canteras El Chango y El Espinal, en el municipio de Ocozocoautla de Espinosa. Modificado de Alvarado-Ortega y Than-Marchese (2012).

Clasificación taxonómica

La clasificación de los taxones aquí referidos estuvo basada en Amalfitano *et al.* (2020), Betancur-R *et al.* (2017), Díaz-Cruz *et al.* (2019, 2020) y Than-Marchese *et al.* (2020).

Análisis biogeográfico

En este trabajo se empleó la matriz de Amalfitano *et al.* (2020) sobre asociaciones fósiles de actinopterigios en distintos sitios paleontológicos del Cenomaniano-Turoniano dentro de los dominios del Mar de Tethys. A partir de estos datos se construyó una nueva matriz de presencia y ausencia, ajustando el nivel taxonómico comparativo entre las diferentes asociaciones al supragenérico como la principal referencia. Taxones cuya familia es *incertae sedis* fueron asignados a nivel orden.

Igualmente, se actualizaron los miembros actinopterigios de la Formación Cintalapa con los reportes hasta esta publicación. El análisis biogeográfico fue realizado con el índice de similitud de Jaccard (Moreno, 2001) mediante el software R, versión 3.55 en su entorno de desarrollo integrado RStudio v1.2.5019, usando los paquetes ade4 (Dray y Dufour, 2007) y vegan (Oksanen *et al*., 2019).

Resultados

Registro de Actinopterygii en el Cenomaniano de Chiapas

Los peces actinopterigios cenomanianos hasta ahora recuperados en Chiapas provienen de dos sitios de conservación extraordinaria; las canteras El Chango y El Espinal, yacimientos donde se explotan rocas carbonatadas laminares pertenecientes a la Formación Cintalapa, cuyo estudio inició en la primera década del presente siglo (Ovalles-Damián y Alvarado Ortega, 2002; González-Rodríguez *et al*., 2002; Applegate *et al*., 2004; Ovalles-Damián *et al*., 2006a; 2006b; entre otros). Otras investigaciones paleontológicas emprendidas en estas localidades abordan el estudio de plantas, moluscos, crustáceos y equinodermos (Vega *et al*., 2006; 2007; González-Ramírez *et al*., 2011; entre otros). Los actinopterigios hasta ahora recuperados en estas dos localidades incluyen los taxones que se abordan a continuación.

Subphylum Vertebrata
Infraphylum Gnathostomata
Megaclase Osteichthyes
Clase Actinopterygii
Subclase Neopterygii
División Ginglymodi
Orden Semionotiformes
Familia Macrosemiidae

Los semionotiformes de Chiapas son escasos, únicamente se reconoce un representante de la familia Macrosemiidae (figura 2b), recuperado

en la cantera El Espinal (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009) y no de la cantera El Chango, como fue originalmente referido por González-Rodríguez *et al.* (2016). Adicionalmente, se cuenta con varios ejemplares de la localidad Cerro El Venado en San Cristóbal de las Casas (Than-Marchese obser. pers. 2015) cuya identidad taxonómica y edad del registro aún deberá ser confirmada. Respecto al único ejemplar formalmente reconocido, González-Rodríguez *et al.* (2002) y González-Rodríguez (2004) señalaron inicialmente que se trataba de una especie afín a *Macrosemius fourneti*. Posteriormente, Alvarado-Ortega *et al.* (2009) lo consideraron una especie cercana a *Macrosemiocotzus americanus*, taxón previamente descrito para el Albiano de la cantera Tlayúa, Puebla, México (González-Rodríguez *et al.*, 2004). Recientemente, Ebert *et al.* (2016) indicaron que este fósil debe ser una forma cercana a *Palaeomacrosemius thiollieri* del Jurásico tardío de Alemania y Francia. Cabe señalar que, de estas propuestas taxonómicas, la publicada por Alvarado-Ortega *et al.* (2009) es la más robusta, debido a que estos autores fueron los únicos en observar directamente el ejemplar. Adicionalmente, los géneros *Macrosemius* y *Palaeomacrosemius* son taxones del Jurásico tardío de Europa, mientras que *Macrosemiocotzus* es un género exclusivo del Cretácico temprano de México. De acuerdo con Alvarado-Ortega *et al.* (2009), la determinación taxonómica del ejemplar de El Espinal como macrosémido está sustentada en los rasgos característicos del grupo, como son: infraorbitales con forma enrollada, interopérculo por detrás del preopérculo y distanciado de la mandíbula inferior, ausencia de escamas por debajo de la base de la aleta dorsal, aleta dorsal larga y formada por dos lóbulos continuos. Además, la única diferencia observada entre el material de El Espinal y *Macrosemiocotzus americanus* es el número de radios en la aleta dorsal, 36 y 30-32, respectivamente. Cabe destacar que el ejemplar de El Espinal aún está en espera de un estudio anatómico y taxonómico detallado.

Subclase Neopterygii
Orden Pycnodontiformes

Los picnodontiformes son un grupo extinto de peces marinos actinopterigios con afinidades inciertas. Este grupo alcanzó una amplia

distribución en mares tropicales y templados de todo el mundo durante el Triásico y el Paleoceno. En Chiapas, estos peces han sido recolectados en sitios del Cenomaniano al Paleoceno (Alvarado-Ortega *et al.*, 2015, entre otros). En las canteras cenomanianas de El Chango y El Espinal estos peces están representados por tres ejemplares que presentan afinidad con familia Pycnodontidae, debido a que poseen el proceso parietal. La revisión de Alvarado-Ortega *et al.* (2009) del único ejemplar completo procedente de la cantera El Espinal concluyó que este es una forma cercana a la tribu Pycnodontini, grupo que incluye a las formas más avanzadas como *Oropycnodus* y *Pycnodus* (figura 2a). Sin embargo, el estudio detallado de este ejemplar aún debe ser abordado.

En el sitio El Chango se reconoce la presencia de dos picnodóntidos. Lamentablemente, la mala preservación de uno ellos, no permite la asignación taxonómica más precisa, permaneciendo hasta el momento como indeterminado. Por contrario, el segundo ejemplar presenta cercanía con la familia Pycnodontidae, específicamente a los géneros *Nursallia* y *Paranursallia*, ya que comparte con ellos una aleta caudal vertical.

Infraclase Teleostei
Orden Ichthyodectiformes
Suborden Ichthyodectoidei

El primer registro de ictiodectiformes en Chiapas, y el más antiguo de Actinopterygii en México, fue realizado por Cope (1871), quien nombró la especie *Prymnetes longiventer* con base en un único ejemplar procedente de una localidad cercana a Tuxtla Gutiérrez, que desafortunadamente hoy se considera perdida. Los ictiodectiformes son un grupo marino de peces teleósteos extintos cuyos restos han sido encontrados en localidades jurásicas y cretácicas de todos los continentes, incluyendo la Antártida. El registro fósil ictiodectiformes de Chiapas es relativamente amplio e incluye ejemplares del Cenomaniano encontrados en El Chango (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009), así como en yacimientos del Campaniano en la cantera Tzimol (Alvarado-Ortega *et al.*, 2020). Adicionalmente, existen reportes no confirmados de la presencia de ictiodectiformes en la localidad Cerro El Venado en San Cristóbal de Las Casas.

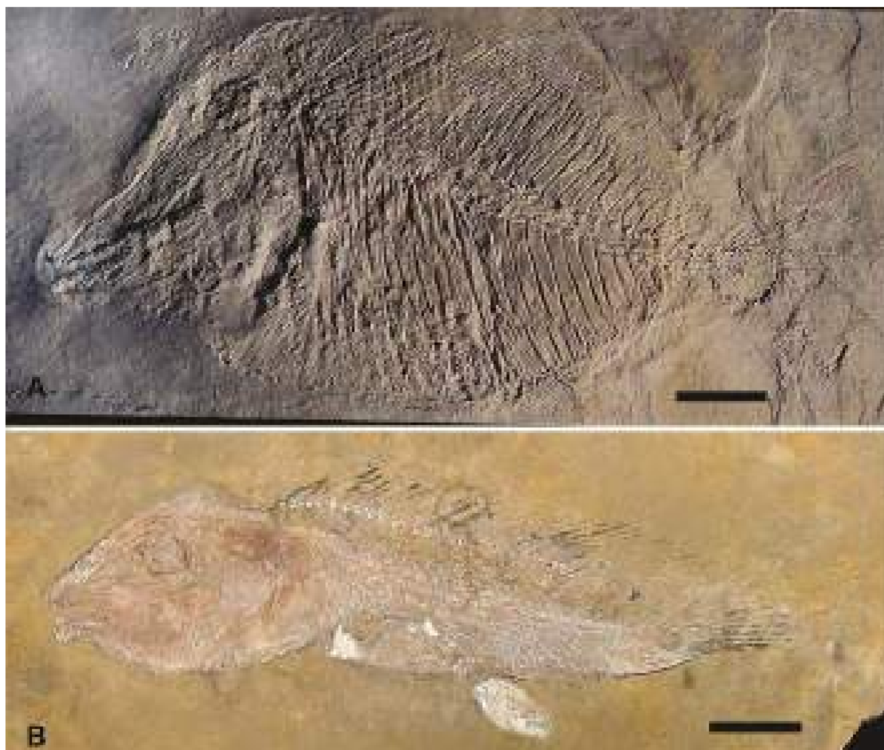


Figura 2. Pycnodontiformes y Semionotiformes del Cenomaniano de Chiapas. a) Pycnodontidae (FCMP 00/497), cantera El Espinal. Escala: 20 mm. b) *Macrosemiocotzus* sp. (IHNFG 2981), cantera El Espinal. Escala: 10 mm.

Más de un siglo después del trabajo de Cope, la presencia de por lo menos un miembro del orden en Chiapas fue establecida por Alvarado-Ortega *et al.* (2009) en la cantera El Chango, quienes señalan la presencia de un ejemplar (figura 3) que exhibe el etmopalatino ocupando el piso del nasal, un rasgo común de los ictiodectiformes. Del mismo modo, este taxón fue incluido en el suborden Ichthyodectoidei por retener la mandíbula inferior cuadrada y amplia articulación premaxila-maxila. No obstante, este ejemplar no muestra los caracteres diagnósticos para las familias Saurodontidae e Ichthyodectidae, impidiendo posicionarlo en algunas de ellas, por lo que existe la posibilidad de representar un miembro basal del suborden junto a *Unamichthys* (Alvarado-Ortega,

2009). En la actualidad se ha retomado el estudio de los miembros de este orden de localidades chiapanecas propiciando que en un futuro se establezca la identidad taxonómica de estos especímenes.



Figura 3. Ictiodectiformes perteneciente a la Formación Cintalapa. Ichthyodectoidei indeterminado. (IHNFG 2994), cantera El Chango. Escala: 20 mm.

Superorden Clupeomorpha
Orden *incertae sedis*

Los clupemorfos son peces cosmopolitas que habitan prácticamente todos los cuerpos de agua, con registros desde el Cretácico inferior hasta la actualidad (Grande, 1985). En Chiapas el registro del grupo es conocido del Cretácico tardío y Paleoceno, teniendo la mayor diversidad entre los actinoipterigios durante el Cenomaniano, con seis posibles especies (Than-Marchese *et al.*, 2015), incluyendo dos taxones enigmáticos: *Ornategulum* y *Scombroclupea*, ambos provenientes de El Chango. Aunque el primero ha sido excluido del superorden (Arratia, 1997) ya que carece de escudos ventrales, es indispensable confirmar la presencia de este género en el Estado. Than-Marchese y Alvarado-

Ortega (2013) advierten la existencia del género *Scombroclupea* para el Cenomaniano, confirmada posteriormente por Than-Marchese *et al.* (2020) al erigir a *S. javieri* (figura 4a), considerada la segunda especie del género al oeste del Tethys, junto a *S. occidentalis* proveniente del yacimiento Loma La Mula, Coahuila (Giersch *et al.*, 2011). Asimismo, la posición taxonómica del género en el superorden es incierta ya que retiene un conjunto de caracteres considerados diferenciables entre los órdenes Clupeiformes y Ellimmichthyiformes, como son; presencia de foramen beryciforme y *recessus lateralis*, además de la disposición medial de los parietales (Than-Marchese *et al.*, 2020).

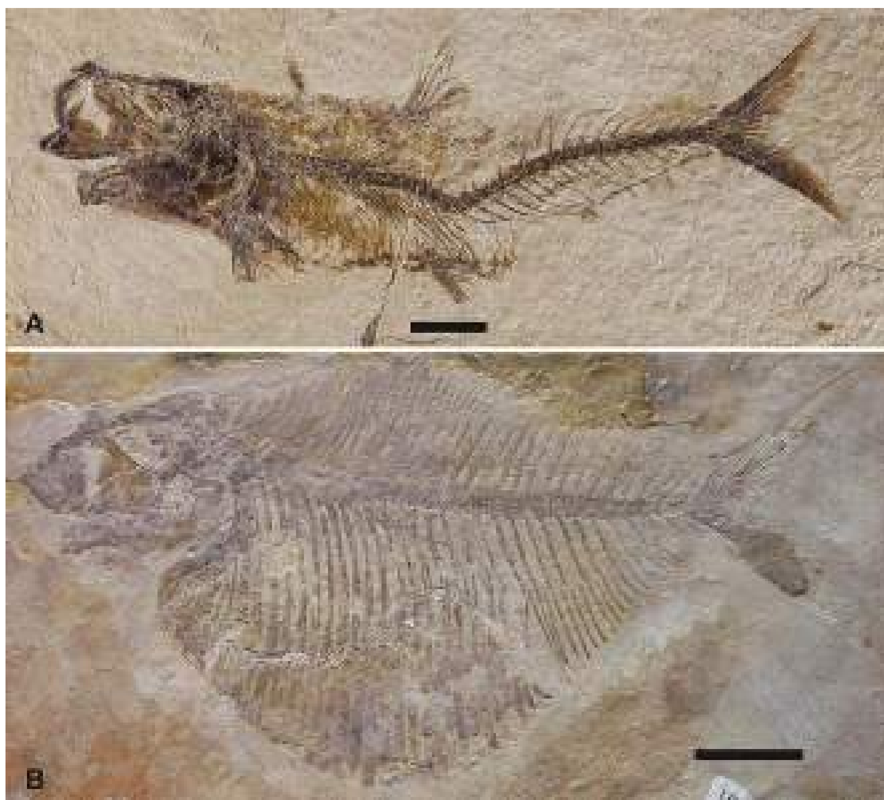


Figura 4. Clupeomorpha del Cenomaniano de Chiapas. a) *Scombroclupea javieri* (IHNFG 5297), cantera El Chango. Escala: 10 mm. b) *Paraclupeidae* sp. (IHNFG 2984), cantera El Espinal. Escala: 20 mm.

Orden Ellimmichthyiformes

Dentro del registro de clupeomorfos para el Cenomaniano de Chiapas, los ellimictiformes son los más abundantes y diversos, principalmente en la cantera El Chango. Alvarado-Ortega y Ovalles-Damián (2008) describieron formalmente al primer ellimictiforme, *Triplomystus applegatei* (figura 5a) para la cantera El Espinal.

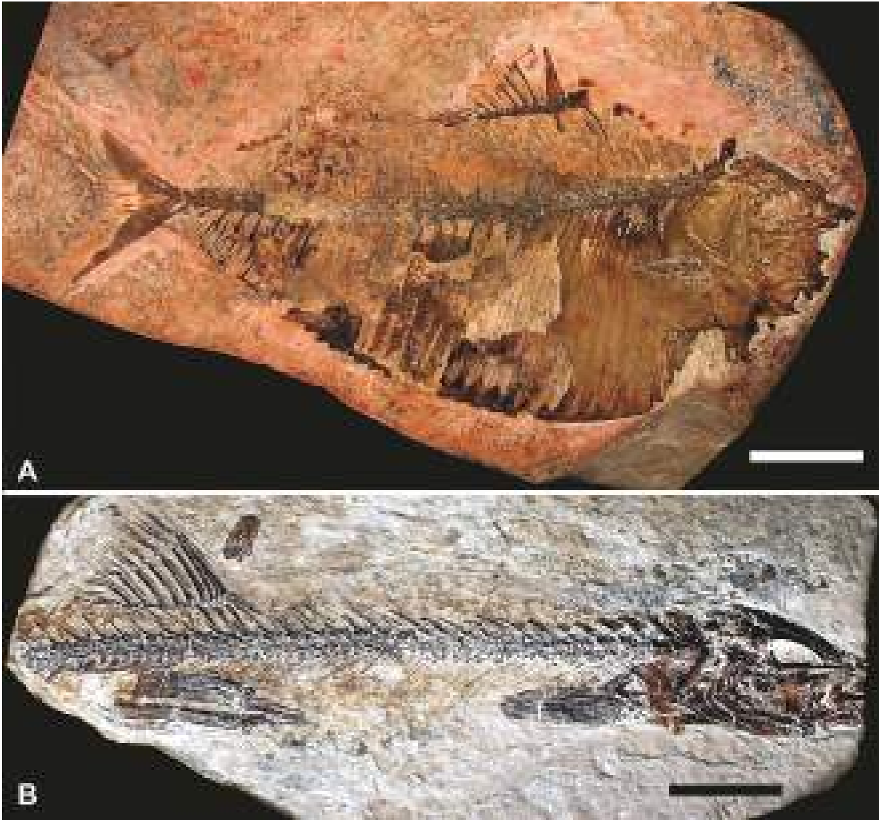


Figura 5. Ellimmichthyiformes y Gonorhynchiformes de la Formación Cintalapa. A) *Scutatoclupea applegatei* (INAH 1941), cantera El Espinal. Escala: 20 mm; b) *Sapperichthys chiapanesis* (IHNFG 2986), cantera El Chango. Escala: 10 mm.

Más tarde, Bannikov (2015) estableció el género *Scutatoclupea* con ejemplares del Líbano y observó coincidencias morfológicas con *T. applegatei*, reasignándola al nuevo género cómo *Scutatoclupea applegatei*. Sin embargo, el autor se basó su propuesta en el trabajo publicado, por lo que es necesario confirmar esta reasignación taxonómica. Adicionalmente, se ha documentado la presencia de los géneros *Armigatus*, *Ellimmichthys* y *Paraclupea* en el Cenomaniano de Chiapas (Ovalles-Damián, 2004; Than-Marchese *et al.*, 2015). Ovalles-Damián (2004) y Alvarado-Ortega *et al.* (2009) describen al único ejemplar (figura 4b) nombrado de manera informal *Paraclupea*-like (aquí *cf. Paraclupea*). Lamentablemente, la mala conservación del material impide su determinación a nivel especie. Cabe destacar que actualmente las especies y morfoespecies de este superorden del Cenomaniano de Chiapas, se encuentran en revisión lo que incrementa la posibilidad de reconocer un mayor número de taxones hasta ahora.

Subcohorte Ostariophysi
Sección Anotophysa
Orden Gonorynchiformes

Los gonorinquiformes están presentes en el Cenomaniano y Daniano de Chiapas (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009; 2015). El primer reporte del grupo fue realizado por Alvarado-Ortega *et al.*, (2009) con ejemplares de El Chango, con afinidad a la familia Gonorhynchidae, establecida porque presentan frontales elongados y estrechos, excepto en la región postorbital, y un parche de dientes cónicos en el endoterigoides. Posteriormente, Amaral *et al.* (2013), reestudiaron el ejemplar y erigieron un taxón nuevo, *Sapperichthys chiapanensis* (figura 5b), el cual es uno de los miembros más basales, así como el reporte más antiguo para la familia Gonorynhchidae en América del Norte. Esos datos refuerzan las relaciones entre las faunas del Cenonamiano presentes en los límites del Mar de Tethys durante el Cretácico. Del mismo modo, corrobora el origen Tethiano para la familia previamente propuesta por Jerzmañska (1997) y Gaudant (1993).

Cohorte Euteleosteomorpha
Subcohorte Neoteleostei
Infracohorte Eurypterygia
Sección Cyclosquamata
Orden Aulopiformes

Los peces aulopiformes en Chiapas tienen un rango relativamente amplio y de acuerdo con recientes descubrimientos, sus miembros se reconocen como componentes importantes de las ictiofaunas del Cenomaniano, Campaniano y Maastrichtiano (Carbot-Chanona y Than-Marchese, 2013; Díaz-Cruz *et al*., 2016; 2019; 2020; Alvarado-Ortega *et al*., 2020).

El primer acercamiento al estudio de los peces aulopiformes en la Formación Cintalapa, fue realizado por Alvarado-Ortega *et al.* (2009) quienes notaron la presencia de los géneros *Enchodus* y *Saurorhampus* en la cantera El Chango. Actualmente, Enchodontidae es la única familia del orden documentado para el Cenomaniano del estado de Chiapas (figuras 6 y 7). Sus integrantes se caracterizan por la ausencia del hueso supraorbitario, patrón dérmico característico en el opérculo y subopérculo, y una barra horizontal en el opérculo (Díaz-Cruz *et al*., 2019). En la Formación Cintalapa se ha determinado la presencia de las subfamilias Enchodontinae y Eurypholinae. De estos en la cantera El Chango se reconocen a *Unicachichthys multidentata*, *Veridagon avendanoi* y *Vegrandichthys coitecus*, siendo los dos primeros considerados como miembros basales de *Enchodontinae*. De esta misma localidad se han registrado varios ejemplares asignados a *Enchodus* sp., pero dada su mala conservación, no es posible determinarlos a nivel. Por otra parte, *Saurorhamphus* sp, es el único taxón común del orden en las localidades El Chango y El Espinal, y actualmente en estudio (Díaz-Cruz *et al*., 2016, 2019).



Figura 6. Aulopiformes del Cenomaniano de la cantera El Chango a) *Veridagon avendanoi* (IHNFG 5333). Escala: 20 mm. b) *Unicachichthys multidentata* (IHNFG 2987). Escala: 10 mm.

Sección Ctenosquamata
Subsección Acanthomorphata
División Lampripterygii

Los acantomorfos son los actiponterigios con el mayor rango geocronológico en Chiapas, sus reportes se extienden desde el Cretácico tardío hasta el Mioceno (Alvarado-Ortega *et al*., 2009, 2020; Cantalice y Alvarado-Ortega, 2017; Cantalice y Alvarado-Ortega, 2019). Than-Marchese y Alvarado-Ortega (2010; 2011) realizaron el primer reporte sobre la presencia de acantomorfos para el Cenomaniano, con base en ejemplares provenientes de la cantera El Chango, afines a la superfamilia

Aipichthyoidea. Posteriormente, Alvarado-Ortega y Than-Marchese (2012) describieron a *Zoqueichthys carolinae* (figura 8a) como una nueva especie para dicha superfamilia.

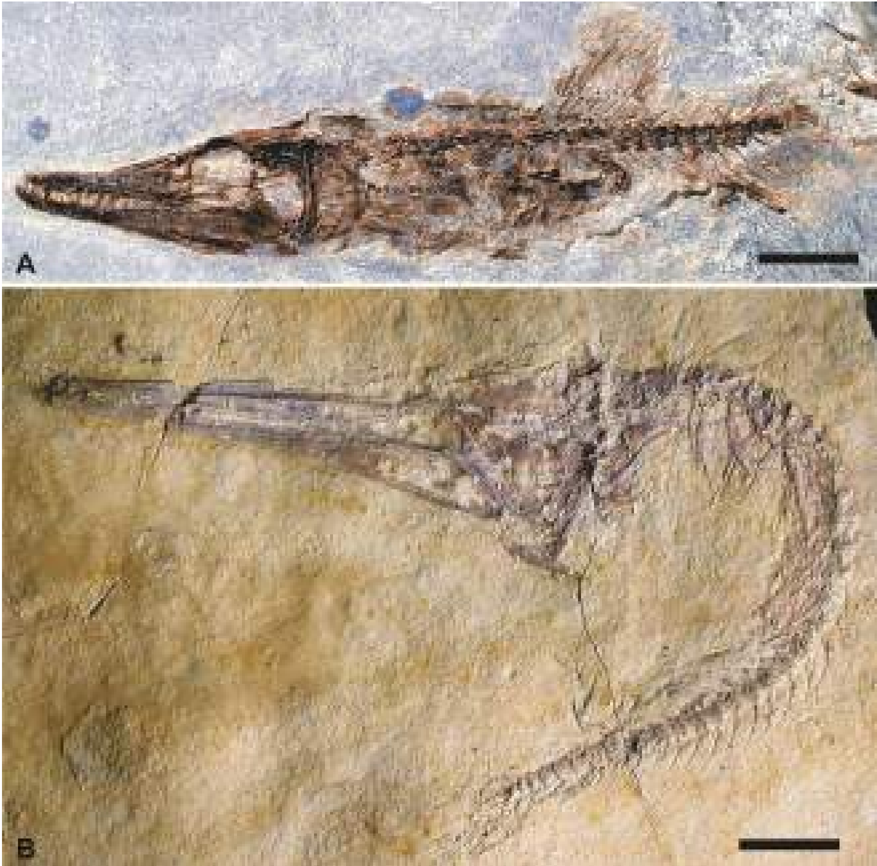


Figura 7. Miembros de Eurypholinae provenientes del yacimiento El Chango y El Espinal. a) *Vegrandichthys coitecus* (IHNFG 5927). Escala= 5 mm. b) *Saurorhamphus* sp. (IHNFG 1916). Escala= 20 mm.

Los aipictioideos, incluyendo a *Zoqueichthys carolinae*, forma parte de la división Lampripterygii, siendo el grupo que se diversificó más temprano en relación con los demás taxones extintos y recientes del grupo (Davesne *et al.*, 2014).

División Acanthopterygii
Subdivisión Berycimorphaceae
Orden Trachichthyiformes

El segundo registro de acantomorfos para la Formación Cintalapa fue realizado por Alvarado-Ortega y Than-Marchese (2013), quienes describieron a *Pepemkay maya* basados en un único ejemplar proveniente de El Chango (figura 8b). Esta especie es un ejemplo de la excelente preservación, al conservar piel y escamas con excelente preservación. Pese a esta condición, que impidió visualizar detalles del esqueleto caudal y otras importantes estructuras de las aletas dorsal, anal y de las vértebras, los autores relacionaron al ejemplar como miembro de la familia Trachichthyidae dentro del orden Beryciforme, por carecer del hueso esclerótico y tener entre 23-24 vértebras.

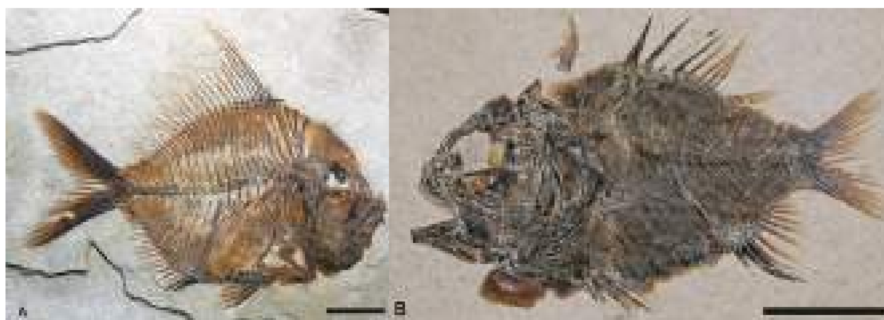


Figura 8. Acanthopterygii de El Chango en la Formación Cintalapa: a) *Zoqueichthys carolinae* (IHNFG 2224). b) *Pepemkay maya* (IHNFG 4645). Escala= 10 mm.

Los acantopterigios Cenomanianos de Chiapas y otros sitios del Mar de Tethys

La ictiofauna fósil de Chiapas ha sido descrita principalmente para el Cretácico tardío (Cenomaniano, Campaniano, Maastrichtiano) y Paleoceno (Daniano) (Carbot-Chanona y Than-Marchese, 2013; Alvarado-Ortega et al., 2020; entre otros). Dentro de este registro, la asociación de la Formación Cintalapa (canteras El Espinal y El Chango) actualmente está compuesta principalmente por actinopterigios, representando

aproximadamente el 60% de los especímenes recolectados. Aunque su estudio es relativamente nuevo, hasta el momento se han reportado 18 morfoespecies, 10 de ellas formalmente descritas, integradas en 5 familias y 6 órdenes (ver cuadro 1). El primer avance en el estudio de este conjunto de fósiles fue previamente realizado por Alvarado-Ortega *et al.* (2009), quienes plantearon la posible relación entre los actinopterigios de la Formación Cintalapa con las asociaciones cenomanianas de Europa y Medio Oriente, indicando la necesidad de abordar un detallado estudio paleobiogeográfico. Es por ello que realizamos el primer reporte sobre las relaciones de las ictiofaunas de Actinopterygii del Cenomaniano al interior del Mar de Tethys.

Cuadro 1. Ictiofaunas de la subclase Actinopterygii del Cenomaniano de la Formación Cintalapa

Orden	Familia	No. de taxones	Especies
Osteichthyes indet.		1	Indeterminada
Semionotiformes	Macrosemidae *incertae sedis*	1	*Macrosemiocotuz sp*
Pycnodontiformes	Pycnodontidae	3	*Pycnodus, cf. Nursallia,* Indeterminada
Ichthyodectiformes	Ichthyodectoidei indet.	1	Indeterminada
Clupeomorpha *incertae sedis*		1	*Scombroclupea javieri*
Ellimmichthyiformes	Ellimmichthyidae	1	*cf. Armigatus*
	Paraclupeidae	2	*Scutatoclupea applegatei, cf. Paraclupea*
Gonorhynchiformes	Gonorhynchidae	1	*Saperichthys chiapanensis*
Aulopiformes	Enchodontidae	5	*Enchodus sp. Saurorhampus sp., Unicachichthys multidentata, Vegrandichthys coitecus, Veridagon avendanoi*
Lampripterygii *incertae sedis*		1	*Zoqueichthys carolinae*
Trachichthyiformes	Trachichthyidae	1	*Pepemkay maya*

En las figuras 9 y 10 se muestran nuestros resultados paleobiogeográficos en los cuales observan dos grupos, interpretados como dos asociaciones de faunas de Actinopterygii, aquí nombradas Conglomerado al Norte del Tethys (CNT) y Conglomerado al Sur del Tethys (CST). Ambos conglomerados tienen representantes de América, Europa, Medio Oriente y norte de África, indicando la existencia del vínculo entre las faunas a través del Mar de Tethys. CNT está constituida por Chalk (Inglaterra), Goulmima y Jbel Tselfat (Marruecos), Formación Agua Nueva, Formación El Doctor y Formación Eagle Ford (México), Saxony y Westphalia (Alemania), Sicilia, noreste de Italia y Umbria-Marche (Italia), y WIS [EUA (en español Mar Interior Occidental de América del Norte)]; compartiendo integrantes de los grupos Aspidorhynchiformes, Pachyrhizodontidae y Plethodidae (ver cuadro 3). Por su parte, CST está integrada por Agoult (Marruecos), Barcarena (Portugal), Chalk francés (Francia), Ein Yabrud (Israel), Formación Cintalapa (México), Hakel, Hajoula y Namoura (Líbano), y Komen-Kras (Eslovenia); cuyos miembros integrantes son principalmente Ellimmichthyiformes, mientras Eurypholinae y Trachichthyoidei están parcialmente representados en ambos extremos del Tethys. Lo anterior evidencia la presencia taxones restringidos para alguna de las provincias (figura 8), ejemplo de ello es la distribución prácticamente exclusiva de taxones Ellimmichlemictiformes en las ictiofaunas de CST. Mientras la existencia de miembros en común entre las provincias como es el caso de la familia Enchodontidae y Pycnodontidae, marcan un Mar de Tethys conectado. En particular, la ictiofauna de las canteras El Chango y El Espinal es el único miembro al occidente de CST, mientras las restantes ictiofaunas se encuentran en el extremo oriental del Mar de Tethys.

Figura 9. Comparativa entre propuestas de las asociaciones ictiofaunísticas de Actinopterygii durante Cenomaniano-Turoniano. a) Dendograma reportado en este capítulo usando índice de similitud de Jaccard. Coeficiente de correlación cofenética: 0.545. b) Cluster modificado de Amalfitano *et al.* (2020). Abreviaturas: UK, Reino Unido (United Kindom); Fm, Formación; Fr, Francia; WIS, Mar Interior Occidental (en inglés Western Interior Seaway).

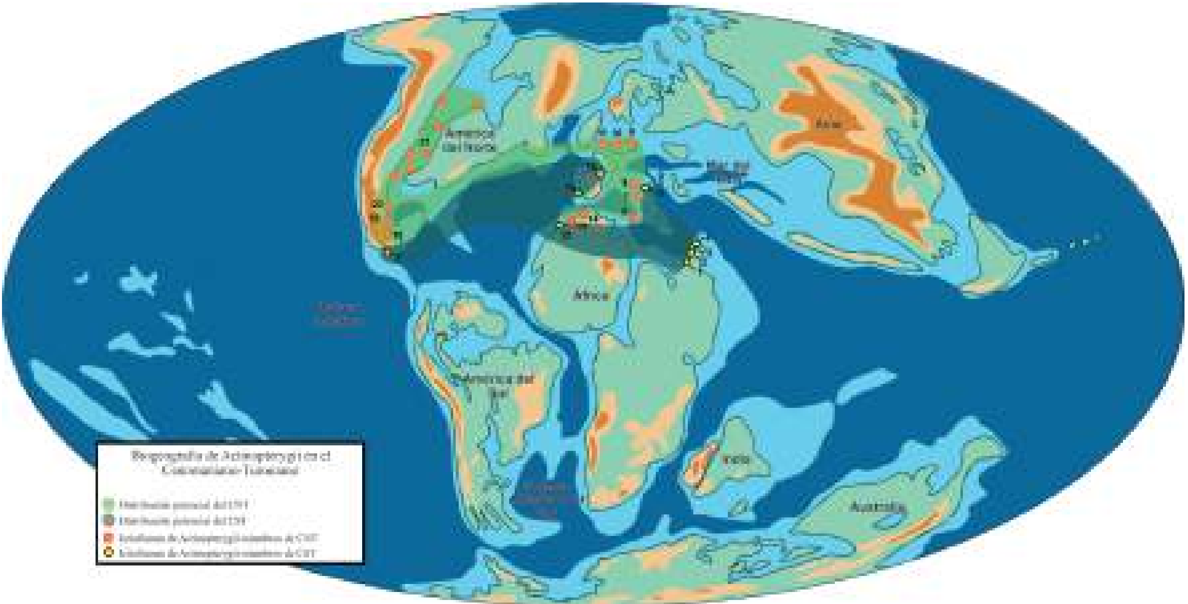


Figura 10. Reconstrucción paleobiogeográfica de las ictiofaunas de la subclase Actinopterygii durante el Cenomaniano-Turoniano en el Mar de Tethys (modificado de Amalfitano *et al.*, 2020; Scotese, 2014). Localidades: *1*, Israel; *2*. Namoura (Líbano); *3*. Hajula (Líbano); *4*. Hakel (Líbano); *5*. Komen-Kras (Eslovenia); *6*. Sicilia (Italia); *7*. Umbria-Marche (Italia); *8*. Noreste de Italia (Italia); *9*. Saxony (Alemania); *10*. Westphalia (Alemania); *11*. Chalk UK (Inglaterra); *12*. Agoult (Marruecos); *13*. Goulmima (Marruecos); *14*. Jbel Tselfat (Marruecos); *15*. Portugal; *16*. Chalk Francia (Francia); *17*. Formación Cintalapa (México); *18*. Formación El Doctor (México); *19*. Formación Agua Nueva (México); *20*. Formación Eagle Ford (México); *21*. WIS [Localidades del Mar Interior Occidental (en inglés Western Interior Seaway)].

Cuadro 2. Comparativa por distancias mediante índice de similitud de Jaccard

	NE Italia	Umbria-Marche	Sicily	Jbel Tselfat	Agoult	Goulmima	Komen-Kras	Portugal	Chalk inglés	Chalk francés
NE Italia										
Umbria-Marche	0.6									
Sicily	0.7	0.6								
Jbel Tselfat	0.5	0.5	0.4							
Agoult	1.0	0.9	1.0	1.0						
Goulmima	1.0	0.9	0.9	1.0	1.0					
Komen-Kras	0.7	0.7	0.7	0.6	1.0	1.0				
Portugal	1.0	1.0	0.8	0.9	0.9	1.0	0.9			
Chalk inglés	0.7	0.8	0.8	0.8	1.0	0.9	0.7	0.9		
Chalk francés	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	
Saxony	0.7	0.8	0.8	0.8	1.0	0.7	0.8	0.9	0.7	1.0
Westphalia	0.6	0.6	0.7	0.5	1.0	0.9	0.7	0.9	0.6	1.0
Ein Yabrud	0.8	0.9	0.8	0.8	0.9	1.0	0.8	0.8	0.8	1.0
Hakel	0.8	0.9	0.8	0.8	1.0	1.0	0.7	0.9	0.8	1.0
Hajoula	0.8	0.9	0.8	0.8	1.0	1.0	0.7	0.9	0.7	1.0
Namoura	0.8	0.8	0.8	0.8	0.9	1.0	0.6	0.9	0.8	1.0
WIS	0.8	0.8	0.8	0.8	1.0	0.9	0.7	0.9	0.8	1.0
Fm. Agua Nueva	0.7	0.6	0.7	0.7	0.9	0.8	0.7	0.9	0.8	1.0
Muhi	0.8	0.8	0.9	0.8	0.9	0.9	0.8	0.9	0.9	1.0
Fm. Cintalapa	0.9	1.0	0.9	0.9	1.0	1.0	0.8	0.9	0.9	1.0
Fm. Eagle Ford	0.8	0.8	0.8	0.8	1.0	0.9	0.8	0.9	0.9	1.0

	Saxony	Westphalia	Ein Yabrud	Hakel	Hajoula	Namoura	WIS	Fm. Agua Nueva	Fm. El Doctor	Fm. Cinta-lapa	Fm. Eagle Ford
NE Italia											
Umbria-Marche											
Sicily											
Jbel Tselfat											
Agoult											
Goulmima											
Komen-Kras											
Portugal											
Chalk inglés											
Chalk francés											
Saxony											
Westphalia	0.6										
Ein Yabrud	0.8	0.8									
Hakel	0.9	0.9	0.8								
Hajoula	0.9	0.9	0.8	0.3							
Namoura	0.9	0.8	0.8	0.6	0.5						
WIS	0.7	0.7	0.9	0.9	0.9	0.8					
Fm. Agua Nueva	0.7	0.7	0.8	0.9	0.9	0.8	0.7				
Muhi	0.9	0.8	1.0	0.9	0.9	0.8	0.7	0.8			
Fm. Cintalapa	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.8	0.8	1.0	0.9		
Fm. Eagle Ford	0.8	0.8	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9	0.7	0.9	0.9	

Discusión

La paleoictiofauna de Chiapas ha sido reportada para los municipios de Ixtapa, Ocozocoautla de Espinosa, Palenque, Salto de Agua y Tzimol de las Formaciones Ixtapa, Cintalapa, Ocozocoautla, La Angostura y Tenejapa/Lacandón (Alvarado-Ortega *et al.*, 2009; 2015; 2020; Cantalice y Alvarado-Ortega, 2019; Carbot-Chanona y Than-Marchese, 2013). En este trabajo hacemos énfasis en la ictiofauna del Cenomaniano de la Formación Cintalapa, misma que está casi exclusivamente por miembros de la clase Actinopterygii, con excepción de escasos restos de elasmobranquios que permanecen sin estudio.

Ictiofauna de Actinopterygii del Cenomaniano de Chiapas

En la presente revisión de actinopterigios cenomanianos de la Formación Cintalapa, se reconocen 18 taxones (morforespecies), pese a que algunos de ellos aún carecen de asignación específica, o requieren de una reevaluación taxonómica (*e.g. cf. Paraclupea* y *Scutatoclupea applegatei*). Las especies formalmente reportadas son *Pepemkay maya*, *Scombroclupea javieri*, *Scutatoclupea applegatei*, *Unicachichtys multidentata*, *Vegrandichthys coitecus*, *Veridagon avendanoi* y *Zoqueichthys carolinae* (ver cuadro 1), que pertenecen a los grupos Acanthomorpha, Clupeomorpha, Aulopiformes, Gonorhynchiformes, Ichthyiodectiformes Semionotiformes y Pycnodontiformes. Entre los grupos anteriormente mencionados destacan los aulopiformes y clupeomorfos ya que poseen el mayor número de especies reconocidas hasta el momento, con cinco y tres respectivamente. Por lo anterior, la ictiofauna del cenomaniano de Chiapas es la más diversa y abundante para el sureste del país, destacándose la cantera El Chango como el sitio proveedor de la mayoría de los taxones aquí expuestos, además de presentar ejemplares con un excelente estado de conservación (Alvarado-Ortega y Than Marchese, 2012).

Sumado a la riqueza de especies presentes en El Chango y El Espinal, la asociación de actinopterigios en esas localidades destaca por su contribución única al conocimiento de la variación morfológica a niveles intra y supraespecíficos. Particularmente, los casos de *Scombroclupea javieri* y *Vegrandichthys coitecus*. El primer de ellos es un taxón que retiene una agrupación de caracteres presentes en Clupeiformes y Ellimmichthyiformes lo que dificulta su inclusión en alguno de esos grupos, por ello, es considerado actualmente con posición incierta en el superorden Clupeomorpha (Than-Marchese *et al.*, 2020). Mientras en *V. coitecus*, es un aulopiforme que exhibe caracteres diagnósticos de los géneros *Enchodus* y *Saurorhamphus* (Díaz-Cruz *et al.*, 2020).

La riqueza de taxones en las canteras cenomanianas de Chiapas aquí reportada constituye tan solo un vistazo al gran potencial fosilífero que representan. En este sentido, es necesario subrayar que los trabajos paleoictiológicos en estas localidades son recientes, con aproximadamente 15 años de trabajos continuos y sistemáticos; en segundo lugar, el esfuerzo de muestreo, principalmente en El Chango, apenas representa un volumen cercano a los 100 m^3 de extracción de roca. Estos hechos indican que las lo-

calidades cenomanianas de Chiapas son, en general, pobremente estudiadas cuando se comparan con otros afloramientos. Por ejemplo, las canteras Tlayúa (Albiano), Muhi (Albiano-Cenomaniano) y diversas localidades de la Formación Eagle Ford (región de Múzquiz), las cuales son yacimientos considerados maduros (*e.g.* Alvarado-Ortega *et al.*, 2006; Bravo-Cuevas *et al.*, 2012; entre otros). Esta diferencia es aún mayor cuando se comparan las localidades de Chiapas con yacimientos cenomanianos de otros países, como Hakel o Hajula de El Líbano que han sido explotadas por décadas (Forey *et al.*, 2003). Actualmente, se requiere un esfuerzo adicional para continuar con los trabajos descriptivos de peces y otros grupos fósiles, puesto que los trabajos de recuperación de material de las localidades fosilíferas cenomanianas de Chiapas aún continúan realizándose.

Relaciones ictiofaunísticas durante el Cenomaniano en el Mar de Tethys

Las paleoictiofaunas cretácicas bajo un contexto biogeográfico han sido abordadas por varios autores (*e.g.* Amalfitano *et al.*, 2020; Cavin *et al.*, 2012; Silva y Gallo, 2016), con la intención de conocer la distribución y el vínculo entre las asociaciones de peces en el Cretácico, así como para conocer la historia natural, tanto de las propias ictiofaunas, como de los individuos que las integran. Con la integración de nuestros datos, los resultados acentúan las asociaciones entre yacimientos cenomanianos-turonianos y las separan en dos grandes grupos.

Estos grupos sugieren la existencia de dos áreas de distribución biogeográficas, aquí denominadas Conglomerado Norte del Tethys (CNT) y Conglomerado Sur del Tethys (CST) (ver figura 9A). CNT está compuesta por Chalk (Inglaterra), Goulmima y Jbel Tselfat (Marruecos), Formación Agua Nueva, Formación El Doctor y Formación Eagle Ford (México), Saxony y Westphalia (Alemania), Sicilia, Noreste de Italia y Umbria-Marche (Italia), y WIS; compartiendo taxones de Aspidorhynchiformes, Pachyrhizodontidae y Plethodidae. Por su parte, CST contiene a Agoult (Marruecos), Barcarena (Portugal), Chalk francés (Francia), Ein Yabrud (Israel), Formación Cintalapa (México), Hakel, Hajoula y Namoura (Líbano), y Komen-Kras (Eslovenia), grupo que principalmente comparte a miembros de Ellimmichthyiformes.

Nuestro análisis recupera y corrobora algunas de las asociaciones entre peces previamente sugeridas. Entre ellas, las relaciones biogeográficas del Cenomaniano reconocidas por Forey *et al.* (2003), entre las ictiofaunas del Líbano, Komen y Marruecos. De igual forma, relaciones entre yacimientos cenomanianos propuestos por Amalfitano *et al.* (2020: 301, figura 42B) también son recobradas y acentuadas en este trabajo. Entre ellas, la similitud entre Hakel, Hajula, Israel y Namoura (Medio Oriente), con Komen, Chalk francés y Portugal (Europa) que, exceptuando las dos últimas, también fue sugerida por Silva y Gallo (2016:4, figuras 3 y 6) quienes lo atribuyeron a la presencia de corrientes oceánicas. A este conglomerado se le adicionan las dos localidades mexicanas más australes de América del Norte, Formación El Doctor y Formación Cintalapa, confirmando lo sugerido por Alvarado-Ortega *et al.* (2009) sobre relación de la ictiofauna de la Formación Cintalapa con las faunas encontradas en Eslovenia, Israel, Líbano y Marruecos. Esta asociación se establece al compartir taxones como *Enchodus*, *Saurorhamphus* y *Tryplomistus* [*Scutatoclupea* por reasignación taxonómica de Bannikov (2015)], así como *Macrosemiocotzus* con cantera Tlayúa (Puebla) y *Enchodus* en los yacimientos de la Formación El Doctor (Hidalgo).

Si bien hay asociaciones entre yacimientos reportadas en este trabajo que coinciden con propuestas previas (figura 9), también reconocemos diferencias en la integración de las provincias de actinopterigios reportada por Amalfitano *et al.* (2020). Yacimientos como Goulmima, o los encontrados en la Formación Eagle Ford se asocian con localidades como el Chalk de Reino Unido, Westfalia (Alemania) o el NE de Italia, localidades que se localizan a latitudes mayores. En este sentido, el componente climático durante el Cenomaniano podría haber desempeñado un papel preponderante para la separación de los Conglomerados aquí reportados mediante el Cinturón Árido-Caliente del Norte (NHA) y el Cinturón Húmedo Templado de Latitud Media del Norte (NWM) [ver Hay y Floegel (2012, figura 5)].

Otro factor no menos importante que podría estar conduciendo a las diferencias encontradas entre la asociación de los yacimientos se atribuye al nivel taxonómico de nuestro estudio. De manera similar al sistema jerárquico de clasificación de Takhtajan (1986), donde los *rei-*

nos se caracterizan por la presencia exclusiva de taxones supragenéricos (incluso de nivel superior) y las "Provincias" presentan endemismo a nivel específico, concordamos en que la especiación local acentúa la diferenciación entre regiones geográficas pequeñas (Cox, 2001).

Esta asociación jerárquica entre regiones geográficas amplias con categorías taxonómicas superiores y regiones pequeñas con categorías específicas también fue documentada por McLaughlin (1992). Específicamente, para el caso de peces fósiles, Amalfitano *et al.*, (2020) señalaron que a niveles taxonómicos inferiores, las especies podrían estar más restringidas en su rango de distribución, lo que podría influir directamente en su diferenciación respecto a otras regiones geográficas y en el reconocimiento de "endemismos" ante la ausencia de datos. En esta primera evaluación de la ictiofauna Cenomaniana de Chiapas, consideramos que el nivel supragenérico es más consistente con nuestro análisis al evitar el tratamiento de géneros monoespecíficos que han sido reportados exclusivamente para alguna localidad fosilífera o que son reconocidos por un ejemplar único (*e.g. Vegrandichthys* o *Pepemkay*).

En contraste, al nivel familia se asocia una distribución más amplia y brinda mayor posibilidad de agrupar miembros de ictiofaunas y enmarcar una regionalización, esto puede ser observado en la cantidad de clústers recuperados por Amalfitano *et al.* (2020:301, figura 2b) comparados con los dos conglomerados encontrados en este trabajo (figura 9). No obstante, coincidimos con los autores en la necesidad de continuar con los trabajos taxonómicos y de obtener más datos que puedan ser empleados para una comparación analítica más detallada, a un nivel taxonómico inferior, así como, considerar las relaciones biogeográficas desde un punto de vista filogenético.

Por otra parte, el descubrimiento de nuevos depósitos fósiles alrededor del mundo ha permitido comprender que las ictiofaunas cenomanianas son comparativamente semejantes entre áreas distantes (Amalfitano *et al.*, 2020), tal como fue señalado en las hipótesis paleobiogeográficas de los Enchodontoidei (Cavin *et al.*, 2008; Cavin *et al.*, 2012; Silva y Gallo, 2016), y recuperada en este trabajo mediante el reconocimiento de la amplia distribución de la familia Enchodontidae en el Tethys, al ser componente común en la mayoría de las ictiofaunas analizadas.

Cuadro 3. Presencia de taxones a nivel familia y niveles taxonómicos superiores, conocidos de localidades marinas cenomanianas-turonianas seleccionadas. En gris claro las ictiofaunas de CNT y sus miembros comunes. En gris oscuro las ictiofaunas de CST y sus miembros comunes. Abreviaturas: Fm= Formación; indet= taxón indeterminado; i.s.= taxón *incertae sedis*; NE= noreste; WIS= Mar Interior Occidental.

axonomía		Italia			Marruecos			Eslovenia	Portugal	Francia	Inglaterra	Alemania		Israel	Libano			EUA		México		
Nivel supraorden / Orden	Familia	NE Italy	Umbria-Marche	Sicily	Jbel Tselfat	Agoult	Goulmima (Tur)	Komen-Kras	Portugal	Chalk Fr.	Chalk UK	Saxony	Westphalia	Ein Yabrud	Hakel	Hajoula	Namoura	WIS (Greenhorn, etc.)	Fm. Agua Nueva	Fm. El Doctor	Fm. Cintalapa	Fm. Eagle Ford
Osteichthyes indet.	Osteichthyes indet.																	+			+	
Macrosemiiformes	Macrosemidae i.s.																				+	
	Agoultichthyidae					+																
Lepisosteiformes	Lepisosteiformes i.s.																					+
Amiiformes	Amiiformes i.s.								+	+				+	+			+				
Ionoscopiformes	Ionoscopiformes i.s.									+					+							
	Aphanepigydae														+							
Pycnodontiformes	Pycnodontiformes indet.																+	+		+	+	
	Coccodontidae														+	+						
	Coccodontidae										+											
	Trewavasiidae														+							
	Pycnodontiformes i.s.														+		+					
	Pycnodontidae	+	+	+	+			+		+		+	+	+	+	+	+	+	+		+	
	Gladiopycnodontidae														+	+	+					
	Gebrayelichthyidae														+							

axonomía		Italia			Marruecos			Eslovenia	Portugal	Francia	Inglaterra	Alemania		Israel	Líbano			EUA	México			
Nivel supraorden / Orden	**Familia**	**NE Italy**	**Umbria-Marche**	**Sicily**	**Jbel Tselfat**	**Agoult**	**Goulmima (Tur)**	**Komen-Kras**	**Portugal**	**Chalk Fr.**	**Chalk UK**	**Saxony**	**Westphalia**	**Ein Yabrud**	**Hakel**	**Hajoula**	**Namoura**	**WIS (Green-horn, etc.)**	**Fm. Agua Nueva**	**Fm. El Doctor**	**Fm. Cintalapa**	**Fm. Eagle Ford**
Teleostei i.s.	Teleostei i.s.			+	+			+										+				
	Araripichthyidae						+												+			
Pachycormiformes	Pachycormiformes i.s.	+								+		+	+					+				
Aspidorhynchiformes	Aspidorhynchiformes i.s.	+	+		+	+		+		+			+				+	+	+	+		
	Ichthyodectiformes indet.																	+		+	+	
	Ichthyodectiformes i.s.																		+	+		
	Ichthyodectoidei indet.	+																			+	
Ichthyodectiformes	Ichthyodectidae Indet.											+										
	Ichthyodectidae						+			+		+	+					+				
	Cladocyclidae	+			+			+							+	+	+			+		
	Saurodontitidae									+												+
	Elopiformes indet.	+																				
	Elopiformes i.s.																					+
Elopiformes	Elopidae	+	+	+	+										+		+					
	Megalopidae														+	+						
	Osmeroididae						+			+		+										
	Pterothrissidae			+											+	+						
Albulidae	Albulidae														+		+	+				

	axonomía		Italia			Marrue-cos		Eslovenia	Portugal	Francia	Inglaterra	Alemania		Israel		Libano		EUA		México		
Nivel supraor-den / Orden	Familia	NE Italy	Umbria-Marche	Sicily	Jbel Tselfat	Agoult	Goulmima (Tur)	Komen-Kras	Portugal	Chalk Fr.	Chalk UK	Saxony	Westphalia	Ein Yabrud	Hakel	Hajoula	Namoura	WIS (Green-horn, etc.)	Fm. Agua Nueva	Fm. El Doctor	Fm. Cintalapa	Fm. Eagle Ford
Anguilliformes	Anguilloidei														+	+	+					
	Saccopharyngoidei														+	+						
Notacanthiformes	Notacanthiformes i.s.									+												
Osteoglossiformes	Osteoglossiformes i.s.																+					
Crossognathiformes	Pachyrhizodontidae	+	+	+	+		+	+		+		+	+			+	+	+	+	+		+
	Protobramidae														+	+	+					
Tselfatiiformes	Plethodidae	+	+	+	+			+		+			+					+	+			+
	Tselfatiiformes? i.s.	+								+					+	+						
Clupeomorpha	Clupeomorpha i.s.	+						+							+	+	+				+	+
Ellimmichthyformes	Ellimmichthyidae			+	+			+	+	+			+		+	+	+				+	
	Paraclupeidae					+										+	+				+	
	Sorbinichthyidae					+											+					
Clupeiformes	Clupeiformes incertae sedis												+									
	Clupeidae indet.																		+			
Gonorhynchiformes	Gonorhynchiformes indet.																			+		
	Charitosomidae													+	+	+	+					
	Gonorhynchidae		+	+				+													+	
Ostariophysii	Ostariophysii i.s.		+		+								+									
	Clupavidae					+			+													

	axonomía	Italia			Marrue-cos			Eslovenia	Portugal	Francia	Inglaterra	Alemania		Israel	Libano			EUA		México		
Nivel supraor-den / Orden	Familia	NE Italy	Umbria-Marche	Sicily	Jbel Tselfat	Agoult	Goulmima (Tur)	Komen-Kras	Portugal	Chalk Fr.	Chalk UK	Saxony	Westphalia	Ein Yabrud	Hakel	Hajoula	Namoura	WIS (Green-horn, etc.)	Fm. Agua Nueva	Fm. El Doctor	Fm. Cintalapa	Fm. Eagle Ford
Stomiiformes	Stomiiformes i.s.			+	+				+						+	+	+					
	Protostomiidae	+	+		+								+									
Aulopiformes	Aulopiformes i.s.	+		+	+					+			+	+								
	Chirothricidae														+	+						
	Ichthyotringidae	+	+		+								+		+	+				+		
	Apatepopholidae									+					+	+	+					
	Cimolichthyidae									+		+	+					+				
	Dercetidae	+	+	+	+			+		+		+	+	+	+	+	+		+			+
	Enchodontidae	+		+	+			+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Eurypholidae							+		+				+	+	+	+				+	
	Halecidae							+		+				+	+	+	+					
	Aulopodidae							+							+	+	+					
	Aulolepidae									+			+									
Myctophiformes	Aulolepidae i.s.														+	+						
	Sardinioididae							+		+					+	+						
Ctenothrissiformes	Ctenothrissidae									+					+	+						
	Pattersonichthyidae															+						

	axonomía	Italia			Marruecos			Eslovenia	Portugal	Francia	Inglaterra	Alemania		Israel	Libano			EUA		México		
Nivel supraorden / Orden	Familia	NE Italy	Umbria-Marche	Sicily	Jbel Tselfat	Agoult	Goulmima (Tur)	Komen-Kras	Portugal	Chalk Fr.	Chalk UK	Saxony	Westphalia	Ein Yabrud	Hakel	Hajoula	Namoura	WIS (Greenhorn, etc.)	Fm. Agua Nueva	Fm. El Doctor	Fm. Cintalapa	Fm. Eagle Ford
Acanthomorpha	Acanthomorpha i.s.							+	+						+	+	+	+		+		
	Pycnosteroididae															+						
Lampripterygii	Lampripterygii i.s.																				+	
Lampridomorpha	Lampridomorpha i.s.									+												
	Pharmacichthyidae					+								+	+	+						
	Aipichthyidae							+							+	+						
	Pycnosteroididae					+								+			+					
Polymixiiformes	Polymixiiformes i.s.								+													
	Polymixiidae									+						+	+					
	Omosomopsidae			+	+																	
Acanthopterygii	Acanthopterygii i.s.																					
Beryciformes	Beryciformes indet.	+																				
Beryciformes	Beryciformes i.s.								+					+	+	+						
	Holocentroidei									+						+	+					
	Trachichthyoidei	+			+			+		+		+		+	+	+					+	
	Pseudomonocentridae																			+		
Tetraodontiformes	Plectocretacidae														+							

Conclusiones

El estudio de la ictiofauna del Cenomaniano de Chiapas es relativamente reciente, pero con un futuro promisorio al contar con una diversidad de taxones comparable con la de localidades estudiadas por mucho más tiempo, a la vez que es una de las más ricas y mejor preservadas de México. La ictiofauna de los yacimientos cenomanianos del Estado se compone de Acanthomorpha, Clupeomorpha, Aulopiformes, Gonorhynchiformes, Ichthyiodectiformes Semionotiformes, y Pycnodontiformes. Los taxones más diversos y numerosos en las localidades Cenomanianas de Chiapas son el superorden Clupeomorpha y el orden Aulopiformes. Estos grupos, en los últimos años, cuentan con un renovado interés en su estudio dada la diversidad local, misma que contribuye a ampliar su registro y su conocimiento en el país.

El análisis biogeográfico de las ictiofaunas de actinopterigios cenomanianos del Mar de Tethys, demuestra la existencia de al menos dos posibles zonas biogeográficas, nombradas aquí como Conglomerado Norte del Tethys (CNT) y Conglomerado Sur del Tethys (CST). Los agrupamientos presentados están basados en dos elementos principales. El primero, el aspecto taxonómico: CNT está soportado por los siguientes taxones entre las localidades; Aspidorhynchiformes, Pachyrhizodontidae y Plethodidae, mientras que en el CST los yacimientos comparten principalmente Ellimmichthyiformes. El segundo aspecto que influye la separación de los grupos arriba mencionados podría relacionarse con el Cinturón Árido-Caliente del Norte (NHA) y el Cinturón Húmedo Templado de Latitud Media del Norte (NWM).

La ictiofauna de Actinopterygii de la Formación Cintalapa es la única representante de CST al oeste del Tethys. Registramos a la familia Enchodontidae como el miembro de Mar de Tethys con mayor dispersión y presencia durante el Cenomaniano-Turoniano en acuerdo a previos estudios del grupo. La continuidad en los estudios de las localidades del Mar de Tethys, brindarán un mejor panorama en los aspectos paleobiogeográfícos y evolutivos de las ictiofaunas durante el Cretácico tardío. Del mismo modo, continuar con los estudios en los yacimientos

mexicanos y la determinación de los ejemplares a nivel genérico y específico, brindará información más precisa respecto a los procesos locales de especiación.

Agradecimiento

BATM y JADC agradecen a CONACYT por la asignación de las becas de doctorado 660483 y 632640, respectivamente. JAO y KMCS agradecen a DGAPA- PAPIIT IN110920 de la UNAM. Asimismo, al Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera a través del proyecto Prospección y resguardo del patrimonio paleontológico de Chiapas.

Referencia documentales

Alvarado-Ortega J., González-Rodríguez, K.A., Blaco-Piñón, Espinosa-Arrubarrena, L., Ovalles-Damián, E. 2006. Mesozoic Osteichthyans of Mexico. En Vega: F.J., Nyborg, T.G., Perrilliat, M.C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S.R.S., and Quiroz-Barroso, S.A. (eds.), Studies on Mexican Paleontology. Dordrecht, The Netherlands, Springer, Topics on Geobiology, 24, pp. 6

Alvarado-Ortega J., Ovalles-Damián, E. 2008. *Triplomystus applegatei* sp. nov. (Teleostei: Ellimmichthyiformes), a rare "Triple armored herring" from El Espinal Quarry (Early Cretaceous), Chiapas, Southeastern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(1):53-60.

Alvarado-Ortega J., Than-Marchese, B.A. 2012. A Cenomanian aipichthyoid fish (Teleostei, Acanthomorpha) from America, *Zoqueichthys carolinae* gen. and sp. nov. from El Chango quarry (Cintalapa Member, Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 29(3): 735-748 p.

Alvarado-Ortega, J., Ovalles-Damian, E., Blanco-Piñón, A. 2009. The fossil fishes from the Sierra Madre Formation, Ocozocoautla, Chiapas, Southern Mexico. *Paleontologia Electronica*. 12(2): 1-22

Alvarado-Ortega, J., Cantalice, K.M., Martínez-Melo, A., García-Barrera, P., Than-Marchese, B.A., Díaz-Cruz, J.A., Barrientos-Lara, J.I. 2020. Tzimol, a Campanian marine paleontological site of the An-

gostura Formation near Comitán, Chiapas, southeastern Mexico. *Cretaceous Research*, 107, 104279.

Alvarado-Ortega, J., Cuevas-García, M., Melgarejo-Damián, M.P., Cantalice, K.M., Alaniz-Galvan, A., Solano-Templos, G., Than-Marchese, B.A. 2015. Paleocene fishes from Palenque, Chiapas, southeastern Mexico. *Palaeontologia Electronica* 18.2.39A: 1-22.

Alvarado-Ortega, J., Than-Marchese, B.A. 2013. The first record of a North American Cenomanian Trachichthyidae fish (Acanthomorpha, Acanthopterygii), *Pepemkay maya*, gen. et sp. nov., from El Chango quarry (Sierra Madre Formation), Chiapas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(1):48-57.

Amalfitano J., Giusberti, L., Fornaciari, E., Carnevale, G. 2020. Upper Cenomanian fishes from the Bonarelli Level (OAE2) of northeastern Italia. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 126(2): 261-314.

Amaral, C.R.L, Alvarado-Ortega, J., Brito, P.M. 2013. *Sapperichthys* gen. nov., a new gonorynchid from the Cenomanian of Chiapas, México. En: Arriatia G, H.P. Schultze, M.V.H. Wilson (eds.) Mesozoic Fishes 5–Global Diversity and Evolution. München, Germany, Verlag Dr. Friedrich Pfeil.

Applegate, S.P., Alvarado Ortega, J., García-Barrera, P., Ovalles-Damián, E., Espinosa-Arrubarrena, L., 2004. Análisis de la diversidad de peces Pycnodontiformes de México. IX Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, Tuxtla Gutiérrez , Chiapas, Libro de resúmenes p.17

Arratia, G., 1997. Basal teleosts and teleostean phylogeny. Palaeo-Ichthyologica 7, 1e168.

Bannikov, A.E. 2015. A new genus for the Cenomanian ellimmichthyiform fishes from Lebanon and Mexico. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 54, 211-218.

Betancur-R., R., Ortí, G., Wiley, E.O., Arratia, G., Acero, A., Miya, M., Lecointre, G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evolutionary Biology* 17:162

Bond, C.E. 1996. Biology of Fishes. 2a Edición. Saunders College Division. Orlando, Fl. 725 p.

Bravo-Cuevas, V.M., González Rodríguez, K.A., Baños-Rodríguez, R., Hernández-Guerrero, H. 2012. The Muhi Quarry: A fossil-lagerstätten from the Mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) of Hidalgo, Central Mexico. In: Stratigraphic Analysis of Layered Deposits. in Tech, Croacia, Europa, pp. 107e122.

Cantalice, K. M., Alvarado-Ortega, J. (2017). *Kelemejtubus castroi*, gen. et sp. nov., an ancient percomorph (Teleostei, Actinopterygii) from the Paleocene marine deposits near Palenque, Chiapas, southeastern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(6), e1383265.

Cantalice, K. M., Alvarado-Ortega, J. 2019. The first occurrence of a freshwater percomorph fish (Actinopterygii: Teleostei) in the Ixtapa Formation (Miocene), Chiapas, southeastern Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 71(3):831-839.

Carbot-Chanona, G., Than-Marchese, B.A. 2013. Presencia de *Enchodus* (Osteichthyes: Aulopiformes: Enchodontidae) en el Maastrichtiano (Cretácico tardío) de Chiapas, México. *Paleontología Mexicana*, 63(1), 8-16.

Cavin, L. 2008. Palaeobiogeography of cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii). Geological Society, London, Special Publications, 295(1), 165-183.

Cavin, L., Alexopoulos, A., Piuz, A. 2012. Late Cretaceous (Maastrichtian) ray-finned fishes from the island of Gavdos, southern Greece, with comments on the evolutionary history of the aulopiform teleost *Enchodus*. *Bulletin de la Société géologique de France*, 183(6), 561-572.

Cope, E.D. 1871. On two extinct forms of Physostomi of the Neotropical region. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 12(86):52-55.

Cox, B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 28(4), 511-523.

Díaz-Cruz, J.A., Alvarado-Ortega, J., Carbot-Chanona, G. 2019. *Dagon avendanoi* gen. and sp. nov., an Early Cenomanian Enchodontidae (Aulopiformes) fish from the El Chango quarry, Chiapas, southeastern Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 91:272 284.

Díaz-Cruz, J.A., Alvarado-Ortega, J., Carbot-Chanona, G., 2016. The cenomanian short snout enchodontid fishes (Aulopifomes, En-

chodontidae) from Sierra Madre Formation, Chiapas, southeastern Mexico. *Cretaceous Research*, 61,136–150.

Díaz-Cruz, J.A., Alvarado-Ortega, J., Giles, S. 2020. A long snout enchodontid fish (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Early Cretaceous deposits at the El Chango quarry, Chiapas, southeastern Mexico: A multi-approach study. *Palaeontolgia Electronica*, 23(2): a30.

Dray, S., Dufour, A. B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, 22(4), 1-20.

Ebert, M., Lane, J.A, Kolbl-Ebert, M., 2016. Palaeomacrosemius thiollieri, gen. et sp. nov., a new Macrosemiidae (Neopterygii) from the Upper Jurassic of the Solnhofen Archipelago (Germany) and Cerin (France), with a revision of the genus Macrosemius. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36:5, e1196081.

Forey, P., Yi, L., Patterson, C., Davies, C.F. 2003. Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1(4):227.

Garassino A., Vega F.J., Calvillo-Canadell L., Cevallos-Ferriz S.R.S., Coutiño M.A. 2013. New decapod crustacean assemblage from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of Chiapas, Mexico. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 269 (3): 261-270.

Gaudant, J. 1993. The Eocene freshwater fish-fauna of Europe: from paleobiogeography to paleoclimatology. *Kaupia* 3: 231-244.

Giersch, S., Frey, E., Stinnesbeck, W., Ifrim, C., Padilla Gutierrez, J.M., 2011. *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. (Clupeiformes, Teleostei) from the Cenomanian (Cretaceous) Plattenkalk deposits of NE Mexico. *Swiss Journal of Geosciences* 4 (S1), 73e84.

González-Ramírez, I, Calvillo-Canadell, L., Silvia-Pineda, A., Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2011. Coníferas (Araucariaceae y Cupressaceae) del Cretácico (Aptiano-Campaniano) de Chiapas. En XII Congreso Nacional de Paleontología, Résumen. Sociedad Mexicana de Paleontología y Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla de los Ángeles, Puebla, p.68

González-Rodríguez, K.A. 2004. Descripción y sistemática de la familia Macrosemiidae (Neopterygii-Halecostomi) de la Cantera

Tlayúa, Puebla, significancia paleogeográfica y paleontoecológica. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, D.F., México.

González-Rodríguez, K.A., Fielitz, C., Bravo-Cuevas, V.M., Baños-Rodríguez, R.E. 2016. Cretaceous osteichthyan fish assemblages from Mexico. En: Khosla, A. y Lucas, S.G., (Eds.). Cretaceous Period: Biotic Diversity and Biogeography. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 71, 1-14.

González-Rodríguez, K.A., García-Barrera, P., Avendaño, J. 2002. Un Nuevo registro de la familia Macrosemiidae (Neopterygii: Halecostomi) en Chiapas, Sureste de México. En XVI Convención Geológica Nacional and III Reunión de Ciencias de la Tierra, Sociedad Geológica Mexicana, Libro de resúmenes, p. 303.

Grande, L., 1985. Recent and fossil Clupeomorph fishes with materials for revision of the subgrups of clupeoids. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 181(2), 231-372.

Hay, W.W., Floegel, S. 2012. New thoughts about the Cretaceous climate and oceans. *Earth Science Reviews*, 115(4):262-272.

Helfman, G.S., Collette, B.B., Facey, D.E., Bowen, B.W. 2009. The Diversity of Fishes. , 2nd Ed. John Wiley & Sons, Oxford. USA.

Jerzmañska, A. 1997. Süsswasserfische des älteren Tertiärs von Europa. En: Matthes, H.W., Thaler, B. Eds. Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales. Wittenberg (Matin-Luther-Universität Halle-Wittenberg). pp. 67-76.

Long, J.A. 2010. The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution. 2a Edition. University of New South Wales Press Pty Limited.

McLaughlin, S.P. 1992. Are floristic areas hierarchically arranged? *Journal of Biogeography*, 19, 21-32.

Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza, M&T-Manuales y Tesis SEA. v.1.

Moreno-Bedmar, J.A., Latil, J.L., Villanueva-Amadoz, U., Calvillo, L. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2014. Ammonite age-calibration of the El Chango Fossil-Lagersttätte, Chiapas State (SE Mexico). *Journal of South American Earth Sciences*. 56: 447- 453p.

Müllerried, F.K, 1951. Algunos fósiles marinos de Terciario Inferior y Medio de Palenque, Chiapas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 12:209-227.

Nelson, J.S. 2006. Fishes of the World 4th Edition. John Wiley & Sons Inc. New Jersey.

Nelson, J.S., Grande, T.C., Wilson, M.V.H. 2016. Fishes of the World. 5a Edición. John Wiley and Sons.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E. y Wagner, H. 2019. Vegan: community ecology package. R package version 2.5-6.

Ovalles-Damián E, 2004. Determinación taxonómica de un paraclupéido (Teleostei: Clupeomorpha) fósil de la Cantera El Espinal, Ocozocoautla, Chiapas: Tuxtla Gutiérrez. Tesis profesional, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, México.

Ovalles-Damián, E., Alvarado-Ortega. J. 2002. Los paraclupeidos de la Cantera El Espinal, Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas. En VIII Congreso Nacional de Paleontología, Ponencias. Sociedad Mexicana de Paleontología y Museo de Paleontología de Guadalajara "Federico A. Solórzano Barreto". Guadalajara, Jalisco, p. 120.

Ovalles-Damián, E., J. Alvarado Ortega, A., Blanco-Piñón. 2006a. Los peces fósiles del Cretácico inferior de Ocozocuautla, Chiapas. Memorias del X Congreso Nacional de Paleontología, Sociedad Mexicana de Paleontología, México, p.61

Ovalles-Damián, E., Alvarado Ortega, J., Arratia, G., 2006b. Paraclupeids of El Espinal Quarry (Mexico) and the interrelationships of Ellimmichthyiformes. 66th Society of vertebrate paleontology Meeting, Ottawa, Canadá, octubre 2006. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(3, supl.): 108A

Poyato-Ariza F.J., Wenz S. 2002. A new insight into pycnodontiform fishes. Geodiversitas, 24(1):139-248.

Rodiles-Hernández, R., González-Díaz, A.A., González-Acosta, A.F., Soria-Barreto, M., Espinosa-Pérez, H.S. 2013. Ictiofauna. En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Gobierno del Estado de Chiapas, La biodiversidad

en Chiapas: Estudio de Estado. p. 283–297. Distrito Federal México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Gobierno del Estado de Chiapas.

Sapper, K. 1899. Über Gebirgsbau und Boden des nördlichen Mittelamerika. Kessinger Publishing, LLC. p. 128.

Silva, H.M.A., Gallo, V. 2016. Distributional patterns of enchodontoid fishes in the Late Cretaceous. *Cretaceous Research*, 65: 223-231.

Takhtajan, A.L. 1986. The Floristic Regions of the World. UC Press, Berkeley.

Than-Marchese, B.A., Vélazquez-Vélazquez, E., Alvarado-Ortega, J. Templos, G., Matamoros,W., Carbot-Chanona, G. 2015. Los clupeomorfos fósiles de México. En: Reynoso, V.H., Flores-Mejía, P., Aguilar, F., Moreno-Bedmar, J.A. (Eds.), Programa y resúmenes del XIV Congreso Mexicano de Paleontología, Melchor Múzquiz, Coahuila, México. Sociedad Mexicana de Paleontología, *Paleontología Mexicana*, volumen especial, vol. 1, p. 59.

Than-Marchese B.A., Alvarado-Ortega, J. 2010. The first record of Aipichthyoidea (Telesotei, Acantomorpha) in Mexico. En: V International Meeting on Mesozoic Fishes, Abstract book and field guides. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo Saltillo, México, p. 82.

Than-Marchese, B.A, Alvarado-Ortega, J., Matamoros, W.A., Velázquez-Velázquez, E., 2020. *Scombroclupea javieri* sp. nov., an enigmatic Cenomanian clupeomorph fish (Teleostei, Clupeomorpha) from the marine deposits of the Cintalapa Formation, Ocozocoautla, Chiapas, southeastern Mexico. *Cretaceous Research* 112.

Than-Marchese, B.A., Alvarado-Ortega, J. 2011. Los peces fósiles cenomanianos de Chiapas, México, y su importancia taxonómica y biogeográfica. En VI Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Libro de resumen. Museo de Ciencias Naturales, Universidad de Nacional de San Juan. San Juan, Argentina.

Than-Marchese, B.A., Alvarado-Ortega, J., 2013. Un raro pez clupeomorfo (Teleostei: Clupeomorpha) semejante a *Scombroclupea* proveniente de la Cantera El Chango, Chiapas, México. En: Reynoso,

V.H., Oseguera, B., Flores-Mejía, P. (Eds.) VIII Congreso Latinoamericano de Paleontología y XIII Congreso Nacional de Paleontología. Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C.-Museo Dugés, Universidad de Guanajuato. Guanajuato, México. Programa y Resúmenes, p. 83.

Vega, F.J, García-Barrera, P., Perrilliat, M. Del C., Coutiño, M.A., Mariño-Pére, R. 2006. El Espinal, a new plattenkalk facies locality from the Lower Cretaceous Sierra Madre Formation, Chiapas, southeastern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 23:323-333.

Vega, F.J., Álvarez, F., Carbot-Chanona, G. 2007. Albian penaeoidea (Decapoda: Dendrobranchiata) from Chiapas, Southern Mexico. In 3rd Symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapoda crustaceans, Museo di Storia Naturale di Milano: Memorie della Societá Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, 35(2):6-8.

Capítulo 7

Resultados preliminares en el conocimiento de la ictiodiversidad de Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas, México.

Vicente Castro-Castro[1, 2*], Gustavo Rivera-Velázquez[1],
Miguel Ángel Peralta-Meixueiro[1] y Francisco Javier López-Rasgado[1]

Resumen

Laguna Pampa El Cabildo (LPEC), Chiapas, forma parte de la Zona Sujeta a Conservación Ecológica y Humedal de Importancia Internacional (sitio Ramsar 1771) El Cabildo Amatal. A la fecha, no existe información científica válida de la ictiodiversidad de esta laguna. Centramos nuestro objetivo en describir la ictiodiversidad y su relación con los factores ambientales de LPEC. Cada dos meses, durante un año, se realizó muestreo de peces con atarraya en 11 sitios (cuatro lances por sitio), en pleamar diurna y nocturna; adicionalmente se tomó una muestra nocturna de peces de un encierro rústico, de la parte denominada “chiquero”. Se realizó el registro de temperatu-

[1] Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte 1150. Col. Lajas Maciel. C.P. 29035. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
[2] Centro de Investigaciones con Visión para Mesoamérica, Universidad Autónoma de Chiapas. Boulevard antiguo aeropuerto S/N, esquina con boulevard Príncipe Akishino, colonia Solidaridad 2000, C.P. 30798. Tapachula, Chiapas, México
[*] Autor para correspondencia: vicente.castro@e.unicach.mx; vicente.castro@unach.mx

ra (°C), salinidad, pH, turbidez (UNT) y oxígeno disuelto (mg/L) del agua por cuadruplicado en cada sitio. El análisis de los datos se realizó con Excel y PAST 4.03 y con excepción de la turbidez, los valores durante la pleamar diurna fueron superiores a los de la pleamar nocturna, destaca la amplia diferencia observada de temperatura entre el mínimo y máximo registrado durante el estudio (13.7 °C). A la fecha se han identificado 23 especies, registrando especies raras (60.9%) y especies constantes (39.1%), no se registraron especies ocasionales o dominantes. No se encontró relación significativa entre la temperatura del agua-abundancia de peces, y entre la salinidad del agua-abundancia de peces. Los resultados son relevantes para la segunda etapa, donde se realizará un experimento a nivel de mesocosmos, donde la variable de interés, por la amplia diferencia registrada y por el escenario de cambio climático para Chiapas, será la temperatura del agua. Estos resultados permitirán en la tercera etapa, el análisis de la ictiodiversidad desde la perspectiva de un sistema complejo adaptativo (SCA). El estudio forma parte del proyecto doctoral Ictiodiversidad de Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas, México. Una aproximación de análisis como un sistema complejo adaptativo.

Palabras clave: biodiversidad, humedal, peces, sistema complejo adaptativo.

Introducción

Actualmente no existe duda alguna del papel vital de la biodiversidad en el planeta; así como, de lo peligroso que resulta su pérdida para el equilibrio ecológico y la sobrevivencia humana, lo que permite visualizar la complejidad de su conservación y aprovechamiento. El Convenio Sobre la Diversidad Biológica ha declarado "La conservación de la diversidad biológica es un interés común de toda la humanidad" (SCDB, s.f.). En México, la Estrategia Nacional Sobre Biodiversidad de México y Plan de Acción 2016-2030 (CONABIO, 2016) establece "La conservación de los recursos genéticos contenidos en la biodiversidad humanizada y

sus parientes silvestres es estratégica para la seguridad alimentaria, en particular ante el cambio global". No obstante, el estratégico valor de la biodiversidad también es incuestionable la rápida pérdida, y en casos extremos, la extinción de especies.

Las causas que contribuyen a la pérdida de especies son múltiples y parecen actuar en sinergia, potencializando el impacto en la biodiversidad y ecosistemas en general. Las actividades humanas son las principales causas de pérdida de biodiversidad, tanto directa como indirectamente. La expansión de la mancha urbana, la expansión e intensificación de las actividades agropecuarias y pesqueras, el incremento e intensificación de las actividades industriales; así como, el cambio climático, representan de las mayores amenazas a la biodiversidad y, por ende, a la sobrevivencia humana.

La megadiversidad que México posee, resulta una gran responsabilidad tanto por la biodiversidad *per se*, como por su función en el ecosistema; por lo tanto, en los recursos naturales tan necesarios para la sobrevivencia de las personas. En este contexto, Chiapas es uno de los dos estados con mayor biodiversidad de México (CONABIO, 2013), por lo que, en alineación con la Estrategia Nacional Sobre Biodiversidad de México y Plan de Acción 2016-2030, el Plan Estatal de Desarrollo Chiapas 2019-2024, en el eje 5 "Biodiversidad y desarrollo sustentable" al texto establece "la prioridad de este gobierno es promover la conservación de los ecosistemas, mitigar los efectos del cambio climático y reducir la pérdida de la biodiversidad".

La diversidad íctica resulta de la mayor relevancia, al ser el grupo de vertebrados de mayor diversidad en México (Espinoza-Pérez, 2014). En Chiapas, particularmente en las lagunas costeras del estado, los estudios sobre la amplia diversidad de peces han sido descritas y analizadas por diversos autores (Lozano y Contreras, 1987; Rodiles-Hernández *et al.*, 2005; Velázquez-Velázquez *et al.*, 2008; Velázquez-Velázquez *et al*., 2009; Rodiles-Hernández *et al.*, 2011; Gómez-González *et al.*, 2012; Velázquez-Velázquez *et al.*, 2013; Velázquez-Velázquez *et al.*, 2016; Romero-Berny *et al.*, 2018; Hernández-Roque *et al.*, 2018; López-Vila *et al.*, 2019; Romero-Berny *et al.*, 2020); sin embargo, sólo uno hace

mención de la variedad de peces en Laguna Pampa El Cabildo (Rodiles-Hernández *et al.*, 2011), por lo que la ictiofauna de esta laguna resulta escasamente conocida.

Por lo descrito previamente, es indispensable conocer, planear y trabajar activamente en la conservación y aprovechamiento sustentable de la biodiversidad, considerando su análisis desde un enfoque holístico que considere todas las interacciones intra e interespecíficas (competencia, depredación, etcétera) y ambientales en el funcionamiento del ecosistema, lo cual puede ser abordado desde la teoría del sistema complejo adaptativo (SCA).

Un SCA se define como un sistema en el que los componentes individuales están constantemente interactuando y reaccionando unos con otros, esto modifica el sistema y sus respuestas a los disturbios externos, lo que permite su adaptación a las condiciones alteradas (Levin, 2005; Puettmann, 2011).

La biodiversidad, analizada desde la perspectiva de un SCA resulta una necesidad apremiante ante un mundo cambiante y el incremento desmedido en la demanda de bienes y servicios, ya que el análisis de sistemas complejos permite comprender, predecir y prevenir los problemas más desalentadores que enfrentamos, como es la pérdida de biodiversidad (Emmott 2006), particularmente en estados como Chiapas, poseedor de una gran diversidad biológica y altamente vulnerable al cambio climático.

Este trabajo busca aportar en el conocimiento de la ictiofauna de Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas (LPEC), área natural protegida (ANP) con estatus de Zona Sujeta a Conservación Ecológica y Humedal de Importancia Internacional (sitio Ramsar 1 771), así como en su relación con los factores ambientales. El estudio comprende la primera etapa, de tres, y llevará a la generación de información base de ictiodiversidad, información que permitirá identificar las especies adecuadas para el desarrollo de un experimento controlado donde se explorará los cambios en la sobrevivencia, crecimiento y riqueza de especies por influencia de la temperatura (etapa dos), el experimento arrojará información, que junto a la generada en la primera etapa, nutrirán modelos

para generar posibles escenarios que permitan el análisis de la diversidad íctica como un SCA (etapa tres), todo integrará la tesis doctoral *Ictiodiversidad de Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas, México. Una aproximación de análisis como un sistema complejo adaptativo.*

Material y métodos

Área de estudio

Laguna Pampa El Cabildo (figura 1) forma parte de la Zona Sujeta a Conservación Ecológica y humedal de importancia internacional El Cabildo Amatal. Se localiza en la región Soconusco, Chiapas. La laguna cuenta con una superficie aproximada de 222 hectáreas (Castro-Castro, 2017), con su mayor porción en el municipio de Tapachula y una mínima parte en el municipio de Mazatán. Esta ANP forma parte de la región hidrológica prioritaria 32 (Arriaga-Cabrera *et al*., 1998), es considerada un área de importancia para la conservación de las aves (SE-51) y es un área de interés científico para el estudio de las comunidades acuáticas y terrestres residentes y migratorias para proponer estrategias de manejo y conservación de la laguna (Benítez *et al*., 1999). De acuerdo con el Programa de Manejo de esta área natural protegida, el clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano Aw2(w), la vegetación presente es manglar (*Rhizophora mangle*, mangle rojo; *Avicennia germinans*, madre sal o mangle negro; *Laguncularia racemosa*, mangle blanco; y *Conocarpus erectus*, botoncillo,), selva baja caducifolia, tular, palmar, vegetación acuática flotante, y vegetación de dunas (SEMAVI 2010). Es importante destacar que el programa de manejo sólo reportó cinco especies de peces: *Atractosteus tropicus*, pejelagarto; *Centropomus nigrescens*, robalo; *Mugil cephalus*, lisa; *Ictalurus meridionalis*, bagre; y *Anableps dowei*, cuatro ojos.

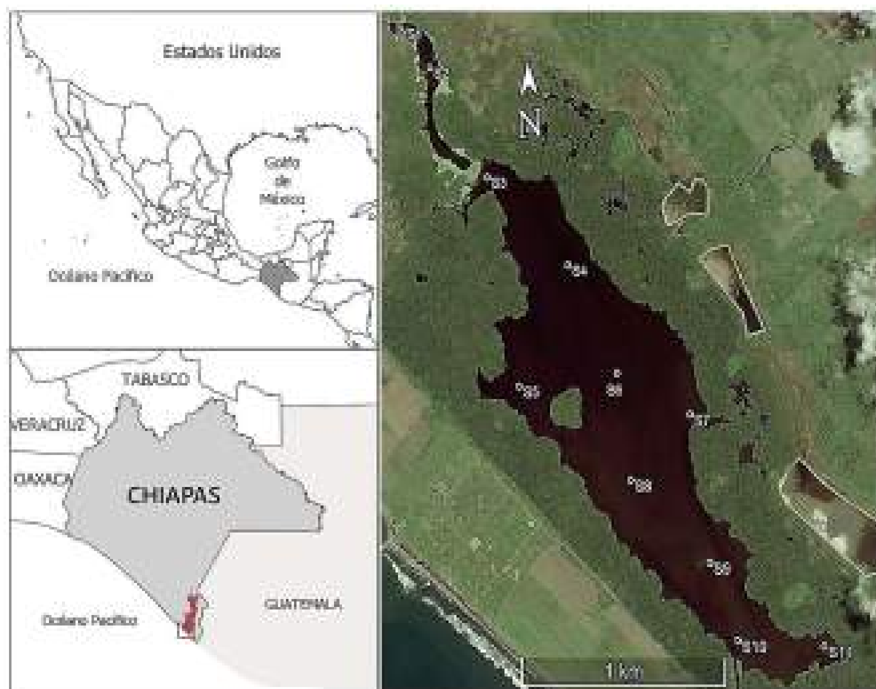


Figura 1. Localización y sitios de trabajo en Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas.

Trabajo de campo

Cada dos meses, entre octubre de 2019 (en septiembre no se pudo realizar muestreo por condiciones climáticas) a julio de 2020, se realizaron registros de temperatura (°C) y pH con un potenciómetro Hanna (HI98108), salinidad con un refractómetro Hanna (HI96822), turbidez (UNT) con un turbidímetro Hanna (HI98703) y oxígeno disuelto (mg/L) con un oxímetro Hanna (HI9146) del agua superficial (cinco a 10 centímetros de profundidad) de la laguna en 11 sitios de trabajo (figura 1), los registros se realizaron por cuadriplicado durante la marea alta diurna (MAD) y la marea alta nocturna (MAN).

Para el análisis de diversidad íctica, y considerando que el pico de la marea alta se calculó en aproximadamente cinco horas en promedio, en cada sitio de trabajo se realizaron cuatro lances (el número

de lances que permitió hacer el muestreo en toda la laguna durante el periodo pico de pleamar) de atarraya con una caída o radio de 3m (28.2m^2) y una luz de malla de 1.5 pulgadas (luz de malla permitida de acuerdo con la NOM-002-SAG/PESC-2013). La captura de peces se realizó en MAN y MAD, adicionalmente se tomó una muestra nocturna de peces del encierro rústico (arte de pesca fijo: 20 x 31 m, en forma de V, con malla alquitranada de 1.5 pulgadas de luz), de la parte denominada "chiquero (Ch)", encierro ubicado fuera de la laguna, en el canal de comunicación entre la laguna y el océano (14°43'42.32" N, 92°25'39.32" O), lo anterior para complementar el análisis de diversidad. Los organismos capturados fueron colocados en bolsas de plástico debidamente etiquetados y colocados en hielera para su posterior traslado al laboratorio donde fueron colocados en congeladora para su posterior análisis e identificación.

Trabajo de laboratorio

Los organismos capturados fueron descongelados a temperatura ambiente, lavados, pesados (± 0.5 g) y medidos (± 0.01 cm), procediendo inmediatamente a su identificación taxonómica a nivel de especie, empleando las claves FAO (1995) y Miller (2009), posteriormente se cotejó con las bases de datos ESCHMEYER (Fricke *et al*., 2021), FishBase (Froese y Pauly, 2019), banco de imágenes de la Comisión Nacional para la Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, s. f.) y Repositorio de la Unidad de Informática Marina (ICMyL, s.f.). También se procedió a fijar organismos de cada especie, en formol al 10 % por un periodo máximo de tres días, posteriormente fueron pasado a una solución de alcohol etílico al 70 % (Gaviño, 1992), para su posterior consulta o identificación, cuando no fue posible identificar a la especie de manera inmediata. Actualmente los organismos conservados se encuentran en el laboratorio de Monitoreo y Análisis Bioambiental del Centro de Investigaciones con Visión para Mesoamérica de la Universidad Autónoma de Chiapas.

Análisis de datos

Se realizó un análisis exploratorio de datos de las variables ambientales (media, desviación estándar, valor mínimo, valor máximo y número de datos) tanto para MAN y MAD, también se elaboraron gráficas que permitieron observar patrones y tendencias en tiempo y espacio; así también, se realizó análisis Cluster (AC) para conocer similitudes entre los sitios de trabajo.

La riqueza de especies de la laguna se determinó para la MAN y MAD, en el caso del "chiquero", fue únicamente durante la MAN, y considerando todos los sitios y todos los meses de trabajo en el análisis. Se calculó la riqueza de especies (S) y el índice de Margalef (D_{Mg}) de acuerdo con Moreno (2001). Seguidamente, a partir de la abundancia y frecuencia de aparición, las especies fueron jerarquizadas en dominante, constante, ocasional o rara, de acuerdo con el procedimiento sugerido por la prueba Olmstead-Tukey, modificada por González-Acosta *et al.* (2005) con base en los siguientes criterios:

a) especie dominante: aquella cuya abundancia y frecuencia relativa es superior al promedio calculado para cada variable; b) especie constante: cuya abundancia relativa es inferior a su promedio, pero la frecuencia relativa es superior al promedio de ésta; c) especie ocasional: aquella con abundancia relativa superior al promedio pero con frecuencia relativa inferior a su promedio; d) especie rara: aquella cuya abundancia y frecuencia relativas son menores que los promedios de ambos parámetros.

En la comparación de promedios de la abundancia de peces entre la MAD y MAN, entre sitio y meses de trabajo, se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía ($\alpha = 0.05$) previa verificación de las condiciones de normalidad y homocedasticidad; cuando éstas no se cumplieron, se aplicó la transformación de datos a rangos (Conover e Iman 1981) y se aplicó seguidamente la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (H). En caso de existir diferencias significativas ($p < 0.05$), se aplicó la prueba de Mann-Whitney. Se buscaron relaciones entre las variables ambientales y las estimaciones de riqueza de especie a partir del coeficiente de correlación (r) de Pearson. Los cálculos y gráficas se realizaron con los softwares Excel y PAST 4.03 (Hammer *et al.*, 2001).

Resultados

A lo largo de los meses y estaciones de trabajo, las variables ambientales presentaron patrones similares entre la MAN y la MAD (figuras 2, 3 y 4). Con excepción de la turbidez, todas las variables mostraron, en general, valores mayores durante la MAD. También destaca la amplia diferencia observada de temperatura entre el mínimo y máximo registrado durante el estudio (13.7 °C), resultando en una diferencia significativa (p‹ 0.05) entre la temperatura de la MAN vs MAD. El AC para las variables de temperatura y salinidad, en MAN y MAD, mostró (figura 5) una estrecha similitud de los sitios de trabajo 1 y 2, separándolos de los otros sitios de trabajo; en el AC por meses, sólo en la salinidad se pudo observar que los meses de enero-marzo presentaron similitud tanto en MAD como en MAN (figura 6). Al realizar el AC integrando MAN-MAD tanto en la temperatura, como en la salinidad, temporalmente no se no se distinguieron similitudes entre meses, mientras que, entre sitios, nuevamente los sitios 1 y 2 presentaron, en ambos casos, una clara similitud (figura 7).

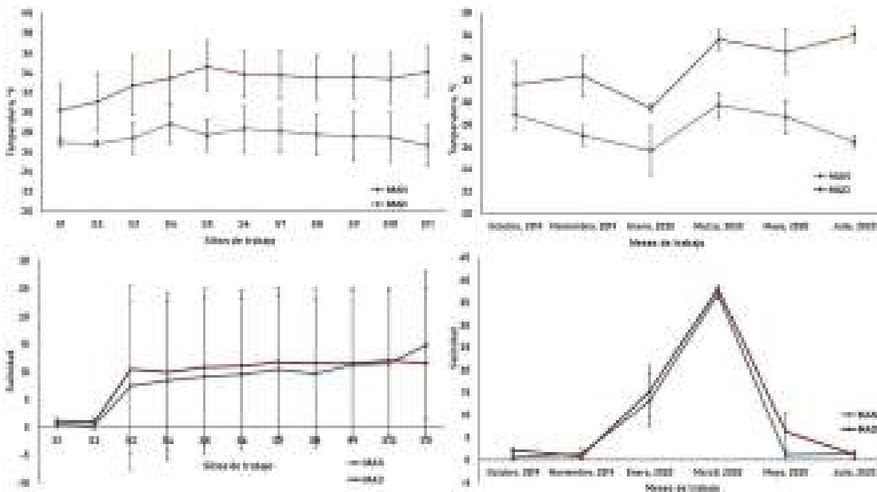


Figura 2. Temperatura y salinidad del agua de Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas, por sitios y meses de trabajo. Se presenta la media ± desviación estándar.

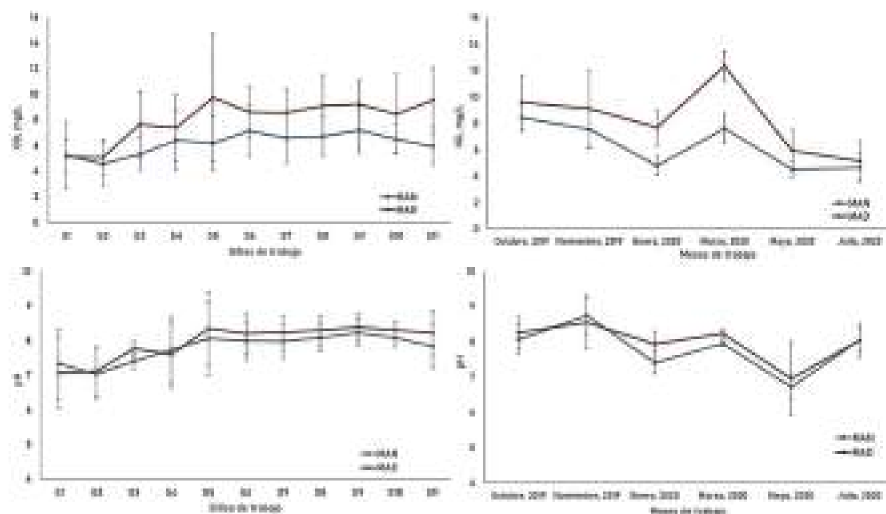


Figura 3. Oxígeno disuelto y pH del agua de Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas, por sitios y meses de trabajo. Se presenta la media ± desviación estándar.

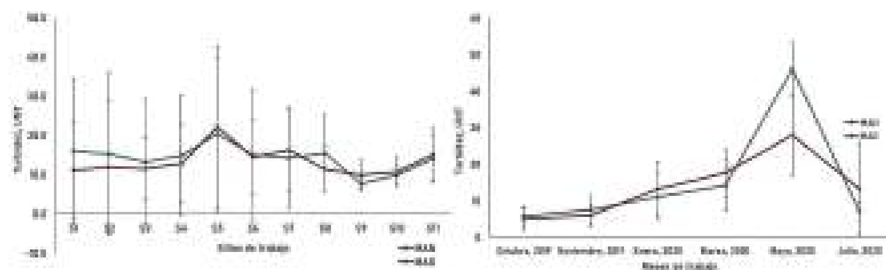


Figura 4. Turbidez del agua de Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas, por sitios y meses de trabajo. Se presenta la media ± desviación estándar.

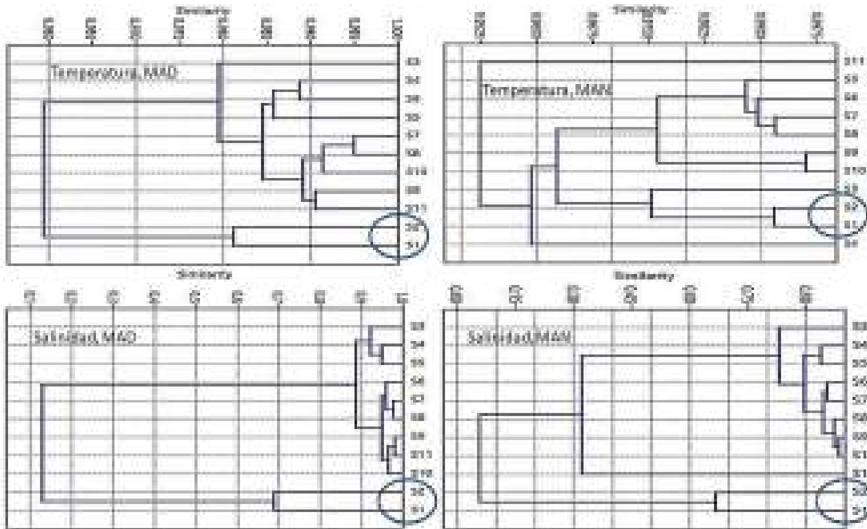


Figura 5. Análisis clúster de temperatura y salinidad en los sitios de trabajo de Laguna Pampa El Cabildo durante la MAN y MAD. Los círculos muestras las estaciones con similitud.

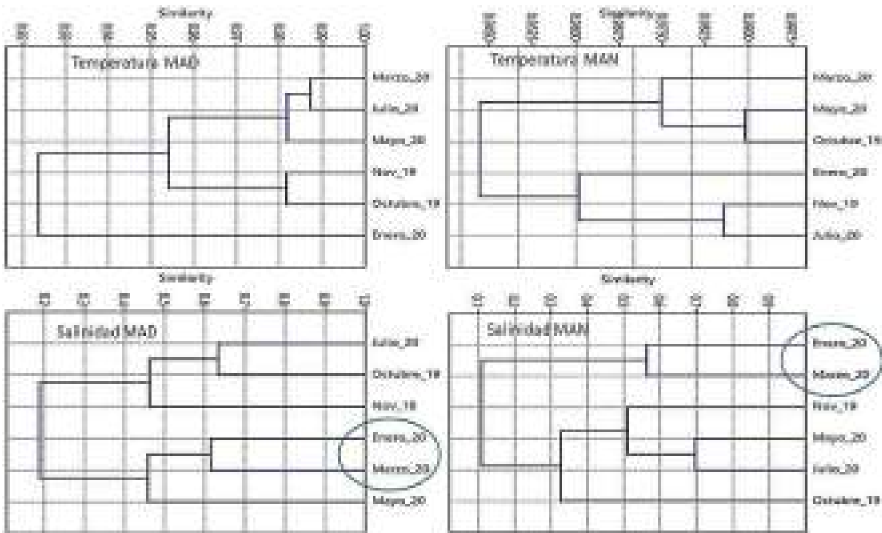


Figura 6. Análisis clúster de temperatura y salinidad en los meses de trabajo de Laguna Pampa El Cabildo durante la MAN y MAD. Los círculos muestran los meses con similitud.

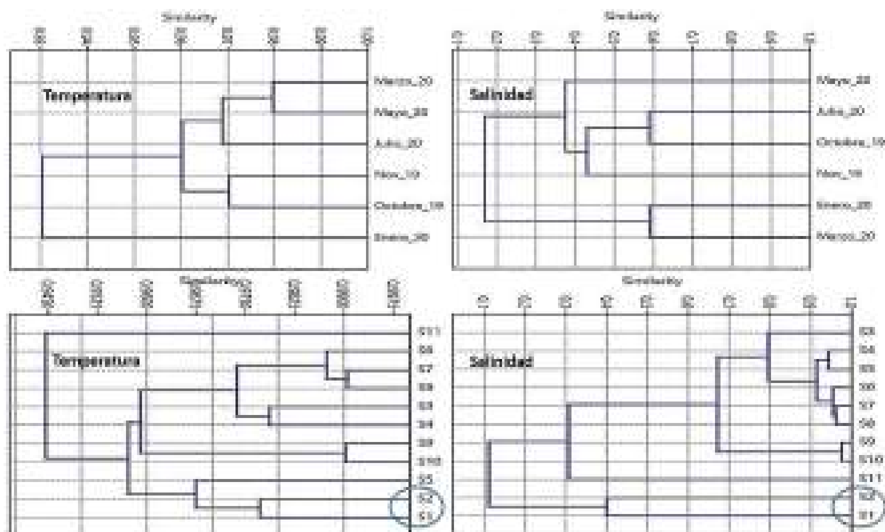


Figura 7. Análisis clúster de temperatura y salinidad en sitios y meses de trabajo (integra la MAN y MAD) de Laguna Pampa El Cabildo. Los círculos muestran las estaciones con similitud.

En cuanto a la riqueza de especies, a la fecha se han distinguido 23 (S= 23), varias de ellas aún en proceso de validación taxonómica. Entre las especies debidamente identificadas (figura 8), a la fecha, se tiene a *Achirus mazatlanus* (Steindachner, 1869), *Anchoa curta* (Jordan y Gilbert, 1882), *Astatheros macracanthus* (Günther, 1864) *Atractosteus tropicus* (Gill, 1863), *Centropomus nigrescens* (Günther, 1864), *Centropomus robalito* (Jordan y Gilbert, 1882), *Amphilophus trimaculatus* (Günther, 1867), *Dormitator latifrons* (Richardson, 1844), *Elops affinis* (Regan, 1909) y *Mugil curema* (Valenciennes, 1836).



Figura 8. Peces identificados en Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas. a= *C. nigrescens*, b= *A. macracanthus*, c= *C. robalito*, d= *A. mazatlanus*, e= *A. trimaculatum*, f= *D. latifrons*, g= *A. tropicus*, h= *E. affinis*, i= *M. curema*, y j= *A. curta*.

Al interior de la laguna, el ID_{Mg} promedio fue muy similar entre la MAN y MAD, 1.28 ± 0.27 y 1.30 ± 0.59 respectivamente; sin embargo, la mayor riqueza se registró en el encierro rústico con 13 especie distintas, ID_{Mg} de 1.73 ± 0.56. A lo largo de los meses de trabajo, la mayor riqueza se registró durante el mes de enero con un $ID_{Mg\ de}$ 1.84 ± 0.42, donde el encierro rústico fue el sitio con mayor número de especies registradas (13), los valores calculados para D_{Mg}, a lo largo del periodo de trabajo, se presentan en el cuadro 1. En cuanto a la jerarquía ecológica de las especies identificadas, el 60.9 % correspondieron a especies raras y 39.1 % a especies constantes, no se registraron especies ocasionales ni dominantes. Al concluir la debida identificación taxonómica de todas las especies distinguidas, se proporcionará el listado de especies raras y constantes presentes en Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas, México.

Cuadro 1. Índice de riqueza de especies de Margalef (ID_{Mg}) para Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas. Se presenta el valor promedio (p), desviación estándar (DE), valor mínimo (Mín), valor máximo (Máx) y número de datos (n) que corresponde al origen de los datos (MAN, MAD y Ch)

	P	DE	Mín	Máx	n
Octubre 19	1.26	0.34	0.87	1.54	3
Noviembre 19	1.60	*	*	*	1
Enero 20	1.84	0.42	1.53	2.31	3
Marzo 20	1.30	0.41	0.89	1.72	3
Mayo 20	1.18	0.13	1.09	1.34	3
Julio 20	1.84	1.32	0.91	2.78	3

*En el mes de noviembre sólo se capturaron organismo en el encierro.

En general, sin considerar el mes de noviembre donde no se capturaron organismos en la laguna, la abundancia fue similar entre la MAN y la MAD ($p > 0.05$), la mayor abundancia de peces se registró en el encierro rústico (59.8%) y durante los meses de enero y octubre (figura 9). Destaca el mes de noviembre donde no se logró la captura de organismos en la laguna, únicamente en el encierro. Si bien parece

existir una relación (r= 0.820) negativa entre la temperatura de MAD y la abundancia (a mayor temperatura menor abundancia de peces), esta no fue significativa de acuerdo con la r crítica de Pearson (r= 0.878). En cuanto a la salinidad, se pudo observar que, a mayor salinidad en MAN, la abundancia de peces se incrementó; sin embargo, dicha relación no fue significativa ($p < 0.05$).

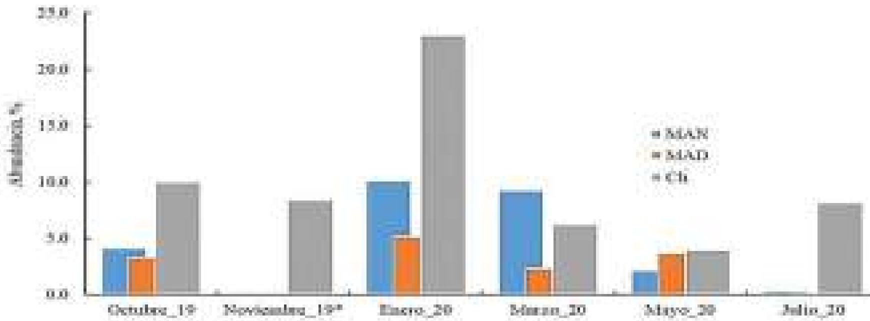


Figura 9. Abundancia de peces en Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas.

Discusión

En el caso de los sistemas lagunares-estuarinos su manejo y conservación pasa, necesariamente, por conocer con la mayor certeza posible, las características ambientales. En este sentido, en Laguna Pampa El Cabildo, las condiciones de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, pH y turbidez del agua de la laguna, mostraron un patrón similar tanto espacial como temporalmente (figuras 2, 3 y 4); sin embargo, destacó la amplia diferencia de la temperatura (13.7 °C) entre la mínima registrada en MAN, con la máxima temperatura registrada en la MAD. Las altas temperaturas del agua lagunar registradas, seguramente están influenciadas por la poca profundidad promedio registradas en la laguna, de entre 35.7-36.0 a 45.0-49.9 cm (González, 2000; Martínez, 2017), lo que permite el sobrecalentamiento del agua de la laguna. También se observó una amplia variación temporal de la salinidad (figura 2), oscilando de valores promedio de 0.6 en el mes de octubre (pico de la temporada de lluvias) hasta 38 en marzo (pico de la temporada de estiaje), lo

que ubicó a esta laguna en condiciones, de oligohalina a metahalina, de acuerdo con el Sistema de Venecia (1959) modificado por Por (1972). Los sitios de trabajo con los menores registros de salinidad fueron los sitios 1 y 2. Incuestionablemente la amplia diferencia de salinidad en la laguna, se da por las variaciones climáticas (lluvias-secas), así como por la cambiante fuerza de la pleamar a lo largo del tiempo de trabajo.

Destacando la temperatura y la salinidad como "Factores Maestros" (Kinne, 1964) de la mayor relevancia en sistemas marinos-estuarinos, debido a su amplia influencia en la distribución, abundancia, ciclos reproductivos y desarrollo de los organismos (Cruz, 1984; Díaz-Ruíz *et al*., 2004;yO'Connor y Lawler, 2004). Los AC realizados mostraron (figura 5 y 7) claramente que, tanto para la temperatura como para la salinidad, los sitios de trabajo 1 y 2 comparten características similares, distintos del resto de los sitios de trabajo, lo que sugiere que esta área, ambientalmente puede ser distinta del resto de la laguna, lo cual debe ser confirmado con estudios más detallados; sin embargo, los valores promedio de la turbidez, el oxígeno disuelto y el pH, fueron menores en estos dos sitios, tanto en MAN como en MAD, lo que podría contribuir a diferenciar estos dos sitios del resto. Adicionalmente se observó que en estos sitios la vegetación cambia completamente de manglar a tular y vegetación acuática. Tomando en cuenta que la Secretaría de la Convención Ramsar (SCR, 2004) sugiere establecer subsitios (unidades de manejo) cuando un humedal es muy extenso o se puedan observar diferentes características, y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2004) sugiere que los límites de las unidades ambientales deben basarse en factores ecológicos, es posible considerar a Laguna Pampa El Cabildo con dos unidades ambientales estuarinas, de acuerdo a la propuesta de Castro-Castro y Sokolov (2010), una unidad que comprende los sitios 1 y 2, otra unidad conformada por el resto de los sitios; sin embargo, se requiere profundizar en el análisis ambiental de la laguna para confirmar la existencia de tales unidades ambientales estuarinas.

Laguna Pampa El Cabildo es una laguna relativamente pequeña; sin embargo, el mínimo conocimiento de su ictiodiversidad resulta significativamente preocupante. A la fecha, sólo un estudio mencionó al

sistema Cabildo Pozuelos como área de muestreo de peces (Rodiles-Hernández *et al.*, 2011); sin embargo, no distingue las especies encontradas en Laguna Pampa El Cabildo. Por su parte, el programa de manejo del ANP El Cabildo Amatal, sólo reportó presente a cinco especies (SEMAVI, 2010). Así, la aportación de este estudio, al concluirse, resultará estratégico en el conocimiento, la conservación y el aprovechamiento de peces de esta laguna.

En este estudio se han logrado distinguir 23 especies de peces, en varias aún se están realizando los trabajos de verificación taxonómica, por lo que esta investigación aportará la línea base de diversidad íctica de la laguna. Si bien la riqueza de peces, al interior de la laguna fue muy similar entre la MAN y la MAD ($p > 0.05$), la mayor riqueza registrada en el encierro es entendible al considerar que éste se ubica en el canal intercostero, canal único de comunicación entre el océano y la laguna, por lo que el tránsito de peces del océano-laguna-océano es obligado.

Por otra parte, es de destacar que el 60.9 % de las especies registradas se ubiquen en el estatus de raras, es decir baja abundancia y frecuencia de aparición (por debajo del 50 % con respecto a la abundancia y frecuencia del total de especies), mientras que el 39.1 % restantes, especies constantes, registraron baja abundancia, pero aparecieron en al menos cuatro de los seis muestreos realizados. De acuerdo con Cilia y Espinoza (2010), una especie se considera rara debido a su baja abundancia en su ecosistema y con distribución restringida, estos mismos autores mencionaron que las causas de la rareza de especies son diversas; a) hábitat específico, b) baja habilidad competitiva, c) baja capacidad reproductiva, d) poblaciones pequeñas o aisladas, y e) baja capacidad de dispersión; además, factores como la fragmentación del hábitat y la contaminación incrementan el riesgo de extinción de las especies. En el caso de Laguna Pampa El Cabildo, la considerable rareza de especies está probablemente asociado a la transformación de la laguna, al pasar de un promedio de 2.5 m de profundidad en 1970, a 1.2 m en 1999 y a 0.79 m en 2005 (Martínez, 2017); así como, a la degradación de la laguna debido a la contaminación de sus aguas (González, 2000). Otros factores que seguramente influyen en la degradación del hábitat es la alta tasa de deforestación de manglar (Castro-Castro y González-

Huert, 2017), y el calentamiento global, lo cual seguramente contribuye a los altos registros de temperatura del agua obtenido en este estudio. Cabe destacar que Laguna Pampa El Cabildo forma parte del Punto Caliente de Biodiversidad Mesoamérica, una de las áreas de reserva de vida animal y vegetal más ricas y amenazadas del planeta, y que han perdido hasta más del 70 % de su hábitat original por diversas amenazas (García-García s.f.), por lo que Laguna Pampa El Cabildo requiere atención prioritaria para su conservación.

En cuanto a la abundancia, destacó el mes de noviembre debido a que no se logró la captura de peces en toda la laguna, esto debido a la densa presencia de vegetación y algas filamentosas (figura 10) que se observó en todo el cuerpo de agua y afectó la eficiencia de captura de la atarraya. Desafortunadamente, a pesar de que los coeficientes de correlación (r) sugerían cierto nivel de relación entre la abundancia vs temperatura en MAD ($r= 0.82$), y entre la abundancia vs salinidad en MAN ($r= 0.76$), estas no fueron significativas ($p> 0.05$). Es posible que, si en estudios futuros se incrementa el número de muestreos y el número de lances de la atarraya, la correlación se fortalezca y ésta sea significativa.

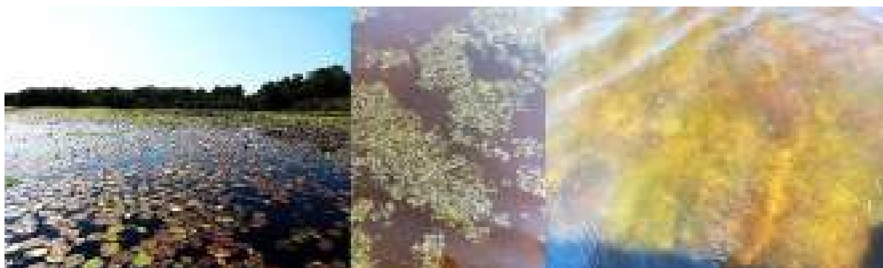


Figura 10. Vegetación acuática y algas presentes en Laguna Pampa El Cabildo en el mes de noviembre.

Agradecimiento

A la Sociedad Cooperativa de Producción Pesquera Pescadores del Cabildo de Puerto Madero, por las facilidades y apoyos brindado para la realización del trabajo de campo.

Referencias documentales

Arriaga-Cabrera, L., Aguilar-Sierra, V., Alcocer-Durand, J., Jiménez-Rosenberg, R., Muñoz-López, E., Vázquez-Domínguez, E. (Coords.). 1998. Regiones hidrológicas prioritarias. Escala de trabajo 1:4 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Consultado el 22 de octubre del 2020 http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/Hmapa.html

Benítez, H., Arizmendi C., Márquez, L. 1999. Base de Datos de las AICAS. CIPAMEX, CONABIO, FMCN y CCA. México. Consultado el 28 de octubre del 2020 http://conabioweb.conabio.gob.mx/ aicas/doctos/SE-51.html

Castro-Castro, V. 2017. Encierro rústico y red de enmalle, para el aprovechamiento sustentable y adaptativo de camarón blanco, *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931), en Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas. Manifiesto de Impacto Ambiental, Modalidad Particular Pesquero-Acuícola. SCPP Pescadores del Cabildo/UNACH. Puerto Madero, Tapachula, Chiapas.

Castro-Castro, V., González-Huerta L. V. 2017. Amenazas en la zona sujeta a conservación ecológica y humedal de importancia internacional El Cabildo Amatal, Chiapas. *Revista Congreso Mesoamericano de Investigación* UNACH 4: 219-224.

Castro-Castro, V., Sokolov, M. 2010. Unidades ambiéntales estuarinas. Una propuesta para el manejo de cuerpos de aguas en áreas naturales protegidas costeras. 303-310. En: López Acuña, L. M., Bustos Serrano, H., Palleiro Nayar, J. S. (Eds) Memoria del XV Congreso Nacional de Oceanografía. UABC. 390 p.

Cilia, L. V. y R. G. Espinosa. 2010. Vulnerabilidad de las especies raras. *ECOFRONTERAS* 39:12-15.

CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2013. Estrategia para la conservación y el uso sustentable de la biodiversidad del estado de Chiapas. Ciudad de México. 147 p.

CONABIO. 2016. Estrategia Nacional sobre Biodiversidad de México y Plan de Acción 2016-2030. Gobierno de la República. Ciudad de México. 384 p.

CONABIO. s. f. Banco de imágenes. http://bdi.conabio.gob.mx/fotoweb/archives/5009-Peces/ (consultado de enero a marzo de 2021)

Conover, W. J, and R. L. Iman. 1981. Ranks Transformations as a Bridge Between Parametric and Nonparametric Statistics. *The American Statistician* 35(3): 124-133.

Cruz, R. A. 1984. Algunos aspectos de la reproducción en *Anadara tuberculosa* (Pelecypoda:Arcidae) de Punta Morales, Puntarenas, Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 32(1): 45-50.

Díaz-Ruíz, S., E. Cano-Quiroga, A. Aguirre-León y R. Ortega-Bernal. 2004. Diversidad, abundancia y conjuntos ictiofaunísticos del sistema lagunar-estuarino Chantuto-Panzacola, Chiapas, México. *Revista Biología Tropical* 52(1): 187-199.

Emmott, S. (Chairman). 2006. Towards 2020 Science (Report). Microsoft Research. Cambridge, U.K. 43 p

Espinoza-Pérez, H. 2014. Biodiversidad de peces en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 450-459.

FAO. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen II-III. Roma, Italia.

Fricke, R., Eschmeyer, WN y R. Van der Laan (eds) 2021. Catálogo de pescados de Eschmeyer: géneros, especies, referencias. Consultado el 28 de octubre del 2020 http://researcharchive.calacademy.org/research/ ichthyology/catalog/fishcatmain.asp

Froese, R., Pauly, D. 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. Consultado el 28 de octubre del 2020 https://www.fishbase.se/search.php?lang=Spanish.

García-García, J. D. s. f. Puntos Calientes de Biodiversidad. Universidad de Antoquía-Fundación Bioparc. Consultado el 21 de marzo de 2021. https://www.arcgis.com/apps/MapJournal/index.html?appid= 64dcc90f42be4e60989b304a29e92ea6

Gaviño, T. G. 1992. Técnicas selectas de laboratorio y de campo. Limusa. Ciudad de México.

González-Acosta, A. F., De La Cruz-Agüero, G., De La Cruz-Agüero J., Ruiz-Campos, G. 2005. Patrones estaciónales en la estructura de los peces de manglar El Conchalito, Bahía de la Paz, Baja California Sur, México. *Hidrobiológica* 15(2): 205-214.

Gómez-González, A., Velázquez-Velázquez, E., Rodiles-Hernández, R., González-Díaz, A. González-Acosta, A. Castro-Aguirre, J. L. 2012. Lista sistemática de la ictiofauna en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 674-686.

González, H. L. V. 2000. Características fisicoquímicas y evaluación de plaguicidas organoclorados en la Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Autónoma de Chiapas, Tapachula, Chiapas.

Hammer, Ø., Harper, A., Ryan, D. 2001. PAST: Paleontological Statistic Software package for education and data analysis. *Paleontologia electronica* 4(1): 9.

Hernández-Roque, J. A., Romero-Berny, E. I., López-Vila, J. M. 2018. Ictiofauna de descarte en la pesca artesanal de camarones (*Litopenaeus vannamei y L. stylirostris*) en la laguna costera Mar Muerto, Golfo de Tehuantepec, México. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* 10(2): 51-76.

ICMyL (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología). S. F. Repositorio de la Unidad de Informática Marina. Consultado de enero a marzo de 2021. http://metadata.icmyl.unam.mx/

IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2004. Managing marine protec areas. A toolkit for the Western Indian Ocean. IUCN. Eastern African Regional Programme, Nairobi, Kenya. XII. 172 p.

Kinne, O. 1964. The effects of temperature and salinity on marine and brackish waters animals: II. Salinity and temperature-salinity combinations. *Oceanography. Marine Biology Annals Review* 2: 177-181.

Levin, S. A. 2005. Self-organization and the emergence of complexity in ecological systems. *Bioscience* 55: 1075-1079.

López-Vila, J. M., Schmitter-Soto, J. J., Velázquez-Velázquez, E. Barba-Macías, E., Salgado-Ugarte, I. H. 2019. Young does not mean unsta-

ble: a trophic model for an estuarine lagoon system in the Southern Mexican Pacific. *Hydrobiologia* 827:225-246.

Lozano, V. M. Contreras, B. S. 1987. Lista zoogeográfica y ecológica de la ictiofauna continental de Chiapas, México. *The Southwestern Naturalist* 32(2): 223-236.

Martínez, L, G. 2017. Estimación de la tasa de azolvamiento de la Laguna Pampa El Cabildo, Chiapas. Tesis Licenciatura, Instituto de Biociencias, Universidad Autónoma de Chiapas. Tapachula, Chiapas.

Miller. R. R. 2009. Peces dulceacuícolas de México. CONABIO/SIM/ECOSUR/CPD, México-Estados Unidos. México D. F.

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA. Vol. 1. Zaragoza. 84 p.

O'Connor, W. A. Lawler, N. F. 2004. Salinity and temperatura tolerance of embryos and juveniles of the pearl oyster, Pinctada imbricata Roding. *Aquaculture* 229: 493-506.

Por, F. D. 1972. Hidrobiología en aguas muy salinas de la península del Sinaí. *Marine Biology* 14(2): 111–119.

Puettmann, K. J. 2011. Silvicultural challenges and options in the context of global change "simple" fixes and opportunities for new management approaches. *Journal of Forestry* 321-331.

Reid, G. K. Wood, R. D. 1976. Ecology of inland waters and estuaries. New York: Van Nostrand.

Robertson, D. R. Allen, G. R. 2015. Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.

Rodiles-Hernández, R., González-Díaz, A., Chan-Sala, S. 2005. Lista de Peces Continentales de Chiapas, México. *Hidrobiológica* 15(2 Especial): 245-253.

Rodiles-Hernández R., González-Acosta, A., González-Díaz, A. A. Castro-Aguirre, J. L. 2011. Inventario ictiofaunístico de dos regiones marinas prioritarias del Pacífico tropical del estado de Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur. Unidad San Cristóbal de las Casas. Informe final. SNIB-CONABIO proyecto No. EJ006. México, D.F.

Romero-Berny, E., Velázquez-Velázquez, E., Anzueto-Calvo, M. J., Urbina-Trejo, E. Schmitter-Soto, J. J. 2018. The fish fauna of three lagoon-estuarine systems in the northeastern Gulf of Tehuantepec, Mexican south Pacific. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 87-100.

Romero-Berny, E., Velázquez-Velázquez, E., Schmitter-Soto, J. J., Salgado-Ugarte, I. H. 2020. The influence of habitat on the spatio-temporal dynamics of fish assemblages in a lagoon-estuarine system of the Mexican Pacific. *Latin American Journal of Aquatic Research* 48(1).

SCDB (Secretaría del Convenio sobre Diversidad Biológica). S.F. Convenio sobre la Diversidad Biológica. Consultado el 12 de febrero del 2021 Disponible en: https://www.cbd.int/undb/media/ factsheets/undb-factsheets-es-web.pdf

SCR (Secretaría de la Convención Ramsar). 2004. Manuales Ramsar para el uso racional de humedales, Secretaría de la Convención Ramsar. Gland, Suiza. 84 p.

SEMAVI (Secretaría del Medio Ambiente y Vivienda). 2010. Programa de Manejo de la Zona Sujeta a Conservación "El Cabildo Amatal". Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Sistema Venecia. 1959. Resolución final del Simposio sobre la clasificación de aguas salobres. *Archivio de Oceanografia e Limnologia* 11: 243–248.

Velázquez-Velázquez, E., Vega-Cendejas, M., Navarro-Alberto, J. 2008. Spatial and temporal variation of fish assemblages in a coastal lagoon of the Biosphere Reserve La Encrucijada, Chiapas, México. *Revista Biología Tropical* 56(2): 557-574.

Velázquez-Velázquez, E., Navarro-Alberto, J., Domínguez-Cisneros, S., Vega-Cendejas, M. 2009. Length–weight relationships for 24 fish species in a coastal lagoon of the Mexican South Pacific. *Journal of Applied Ichthyology* 25: 228–229.

Velázquez-Velázquez, E., Contreras-Balderas, S., Domínguez-Cisneros, S. Gómez-González, A. 2013. Riqueza y diversidad de peces continentales. pp. 275-282. en CONABIO. La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conoci-

miento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Gobierno del Estado de Chiapas, México.

Velázquez-Velázquez, E., López-Vila, J. M., Gómez-González, A. E., Romero-Berny, E. I., Lievano-Trujillo, J. L. Matamoros, W. A. 2016. Checklist of the continental fishes of the state of Chiapas, Mexico, and their distribution. *ZooKeys* 632: 99 - 120.

Capítulo 8

Riqueza de los mamíferos terrestres no voladores: importancia de las áreas verdes periurbanas en el sur de Oaxaca

Carlos Alfredo Villanueva-Rodríguez[1]* Carlos García-Estrada[1]
Helisama Colín-Martínez [1]

Resumen

Las áreas verdes urbanas y periurbanas pueden mitigar el impacto de la fragmentación ejercida por la urbanización. Los mamíferos terrestres no voladores (MTNV) constituyen un indicador del equilibrio ecológico de una zona. El objetivo del estudio fue conocer la riqueza de especies de MTNV, y su relación con las edificaciones en el campus Puerto Escondido de la Universidad del Mar, en el sur de Oaxaca. De diciembre de 2017 a mayo de 2018 se registraron los MTVN con técnicas directas (trampas Sherman, Havahart, registros visuales en transectos) e indirectas (cámaras trampa, huellas, excretas, madrigueras y olores). La riqueza se calculó con estimadores no paramétricos cuantitativos (Chao1, ACE) y cualitativos (Chao2, Bootstrap). La relación del registro de los MTNV y la distancia más cercana a las edificaciones se llevó a cabo con un análisis de correlación. La curva de acumulación de especies silvestres se ajustó al modelo de Clench (*a* =

[1] 1Universidad del Mar, Km. 1.5 carretera a Sola de Vega, Puerto Escondido, municipio de San Pedro Mixtepec, Distrito de Juquila, Oaxaca, México, C.P. 71980*carlosvilla.ro.mvz@gmail.com

1.07, $b = 0.11$, $rho = 0.94$), aunque el modelo predijo diez especies. Se registraron 11 especies, de las cuales ocho fueron silvestres y tres domésticas. Las especies más abundantes fueron *Didelphis virginiana* (tlacuache; $n = 70$, $\sigma = 2.47$) y *Sylvilagus floridanus* (conejo; $n = 19$, $\sigma = 0.82$). La riqueza obtenida por los estimadores indicó valores similares (*Chao 1* = 8.0, *ACE* = 8.64, *Chao 2* = 8.49, *Bootstrap* = 8.87) a las ocho especies registradas. La distancia mínima de los registros de MTVN a las construcciones fue inversamente proporcional para *D. virginana* ($y = 21.183, - 0.164x$, $r = -0.59$) y *S. floridanus* ($y = 10.509, - 0.157x$, $r = -0.72$). Los resultados indican que a pesar de la pequeña extensión del campus (13.3 ha), ciertos factores han permitido la presencia de MTNV en esta área verde periurbana, incluyendo especies amenazadas como *Herpailurus yagouaroundi* (onza) y *Spilogale pymaea* (zorrillo pigmeo).

Palabras clave: Conservación, Mammalia, perturbación, urbanización.

Introducción

El aumento de la urbanización conlleva al incremento del deterioro ambiental, lo que repercute en mayor contracción de los espacios verdes que pueden albergar a la flora y fauna silvestres (Navarro-Frías *et al*. 2007). Lo anterior reduce la cantidad de hábitat limitando el flujo natural de las especies de mamíferos entre parches. Particularmente aquellas especies no voladoras, que por sus características biológicas, tienen poca probabilidad de sortear estas barreras ecológicas, conllevando a su aislamiento y posible extinción (Navarro-Frías *et al*. 2007). Particularmente, la presencia de mamíferos en un determinado lugar depende de que la estructura y composición del bosque se mantenga inalterada y a su vez estos generen servicios ecosistémicos al bosque para mantener un equilibrio (Aubry *et al*. 2003).

En Oaxaca, el estado con mayor diversidad de México, se han reportado 216 especies de mamíferos terrestres, de las cuales 120 se distribuyen en la Planicie Costera del Pacífico, y de estas, 72 especies corresponden a mamíferos terrestres no voladores (Briones-Salas *et al*. 2015). A pesar de la alta riqueza de mamíferos en el estado de Oaxa-

ca, su viabilidad se encuentra en riesgo por diversos factores como la destrucción o modificación de sus hábitats, los incendios forestales, el cambio de uso de suelo para actividades agropecuarias, la tala ilegal, uso de plaguicidas, cacería y saqueo, entre otros (González *et al.* 2004, Lira-Torres *et al.* 2005). Particularmente, la fragmentación del hábitat, ha impactado negativamente las poblaciones de mamíferos (González *et al.* 2004, Pautasso 2007, Aranzana 2016).

Ante el incremento de los efectos de la perturbación, inicialmente se decretaron áreas naturales protegidas para promover la conservación de la flora y fauna. Particularmente en el estado de Oaxaca se han decretado ocho áreas naturales de carácter federal y seis a nivel estatal (SIMEC-CONANP 2018). Recientemente, una alternativa ha sido el decreto de Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación (ADVC), las cuales permiten a los propietarios de terrenos comunales, ejidales o privados participar en la conservación de los ecosistemas y el aprovechamiento sustentable de los recursos de una zona (Anta 2007, CONANP 2018). De las 408 ADVC registradas en México, 147 se encuentran en el estado de Oaxaca (CONANP 2018).

Otra alternativa reciente, son las Áreas Privadas de Conservación (APC), las cuales surgen gracias a actividades emprendidas por organizaciones no gubernamentales. Estas ofrecían asesorías para la planificación del manejo de terrenos a campesinos y comunidades, manteniendo su potencial económico y, a la vez, promoviendo la conservación de los recursos naturales (Zamorano 2014, Zaragoza *et al.* 2015). De esta manera, la Universidad del Mar, campus Puerto Escondido, funciona como un APC, con un importante papel en la protección de especies y recursos naturales a nivel local. Lo anterior se favorece debido a su extensión, ubicación y región geográfica, además de las características del terreno, límites definido, los elementos de vegetación primaria y secundaria, y sus bien distinguidas zonas conservadas y de uso antropogénico.

El objetivo de este estudio fue conocer la riqueza de los mamíferos terrestres no voladores y su relación con las edificaciones en el campus Puerto Escondido de la Universidad del Mar, en Oaxaca. Debido a la escasa superficie del campus (13.3 hectáreas), ubicada en la Planicie Costera del Pacífico, la complejidad escasa en la estructura de la

vegetación (compuesta principalmente por vegetación secundaria de la selva baja caducifolia, algunos árboles de la vegetación primaria, y vegetación introducida), sumado a la intervención e impacto humano del campus (aproximadamente 600 personas al momento del estudio), se esperó que la riqueza de mamíferos terrestres no voladores fuera baja y que las especies fueran de amplia distribución y generalistas. Aunado a ello, y debido a que la urbanización altera a las comunidades animales modificando la composición y distribución espacial de su hábitat (Schimp *et al*. 2018), se esperó que a mayor distancia entre los registros de mamíferos y las construcciones del campus, hubiera mayor registro de mamíferos terrestres no voladores.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio

El campus Puerto Escondido, Universidad del Mar (15° 53' 20.69" N - 97° 04' 43.57" W, y 15° 53' 29.63" N - 97° 04' 20.56" W), se encuentra en el kilómetro 2.5 de la carretera federal 131 Puerto Escondido-Sola de Vega, en el municipio de San Pedro Mixtepec, distrito de Juquila, Oaxaca, México (Figura 1). El campus tiene una extensión de 13.3 hectáreas, y su altura oscila entre los 74 y 90 msnm. El clima es cálido subhúmedo con una temperatura media anual que varía de 22-28 °C y una humedad relativa promedio de 84 %; el mes más cálido es mayo con 33 °C y el más frío es enero con 22 °C (Trejo 1999). La región se caracteriza por una época seca de noviembre a abril, otra de lluvias de mayo a octubre y un período de canícula entre julio y agosto. La precipitación media anual es de 795.2 mm (Torres 2004).

Antes de la donación del terreno por parte del gobierno municipal, el área que ocupa la Universidad del Mar era utilizada para la plantación de cacahuate. A partir de 2002, las autoridades universitarias favorecieron la plantación de algunas especies representativas del tipo de vegetación correspondiente a selva baja caducifolia como *Enterolobium cyclocarpum* (parota), *Ceiba pentandra* (pochote), *Couratari guianensis* (caobilla), *Tamarindus indica* (tamarindo), *Cochlospermum vitifolium* (cojón de

toro), *Tabebuia rosea* (maquil), *Acacia collinsii* (cornizuelo), *Cocos nucifera* (cocotero), *Gliricidia sepium* (cacahuanano), *Leucaena leucocephala* (huaje), *Pithecellobium dulce* (huamúchil), *Swietenia humilis* (caobilla), *Tabebuia rosea* (macuíl), entre otros. Además, otros árboles plantados fueron *Mangifera indica* (mango), *Terminalia catappa L.* (árbol de almendro), *Byrsonima crassifolia* (nanche), *Delonix regia* (tabachin), *Bambusoideae* (bambú), *Azadirachta indica* (neem), *Bougainvillea glabra* (buganvilia), *Ixora casei* (canastita), *Laburnum anagyroides* (lluvia de oro), *Murraya paniculata* (limonaria), entre otras (Bojorges y García 2013, Santos 2015).

Durante el estudio había 38 instalaciones: dos institutos, ocho laboratorios, tres de administración y 26 de servicios (casa del rector, departamento para profesores, biblioteca, centro de idiomas, salas de cómputo, aulas, almacén y mantenimiento, auditorio, cafetería, tres estacionamientos, cancha de usos múltiples, entre otros). Existe una población de aproximadamente 600 personas entre estudiantes de licenciatura y posgrado, personal académico, de administración, y mantenimiento.

Monitoreo de mamíferos no voladores

El trabajo de campo se realizó mensualmente de diciembre de 2017 a mayo de 2018, cada muestreo comprendió un período de siete días. El registro de los mamíferos terrestres no voladores se efectuó de acuerdo con el siguiente horario de actividad de los mamíferos: crepuscular matutina (intervalo antes de la salida del sol), diurna (intervalo que transcurre o tiene lugar durante el día, o tiempo en que hay luz solar), crepuscular vespertina (lapso después de la puesta de sol) y nocturna (lapso durante el cual no hay luz solar, relacionado con la noche; RAE 2019).

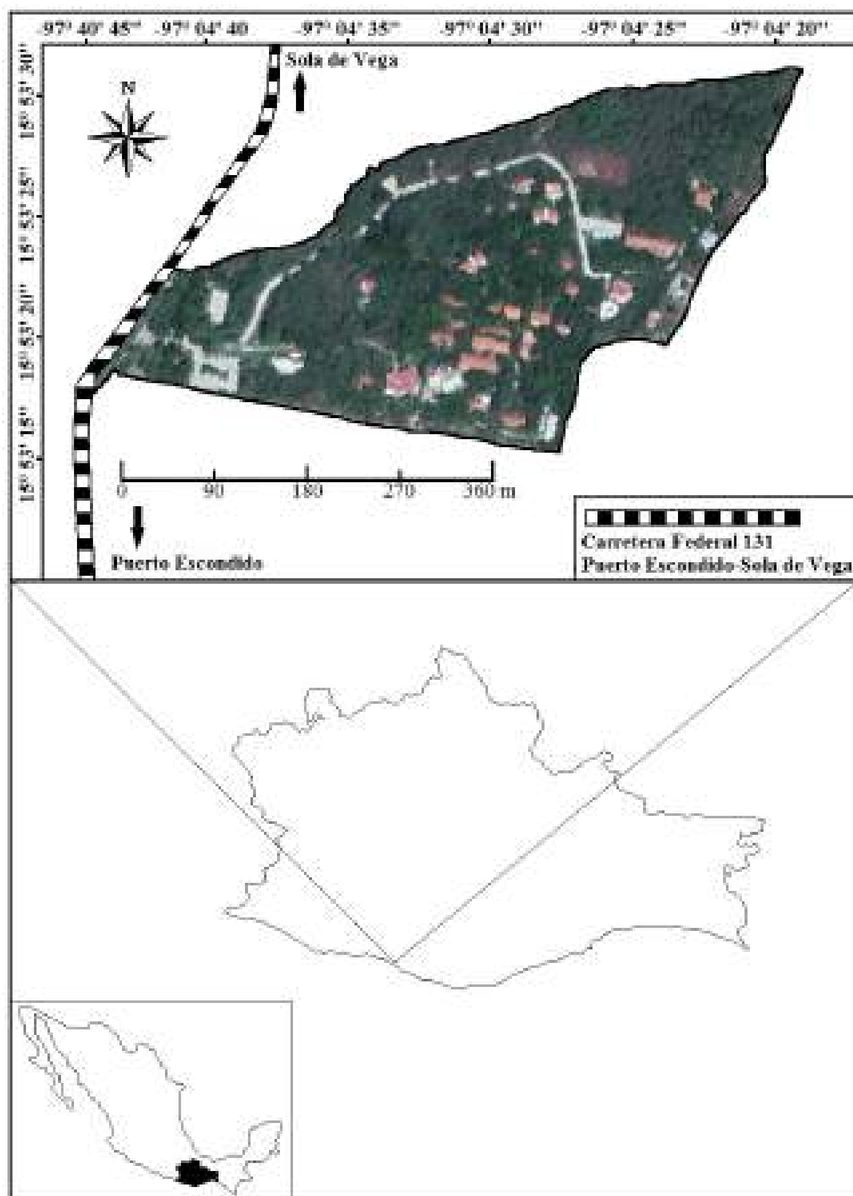


Figura 1. Ubicación geográfica del campus Puerto Escondido de la Universidad del Mar y sus edificaciones, sur de Oaxaca, México.

El registro de las especies de mamíferos terrestres no voladores abarcó todo el campus durante el estudio y se realizó a través de métodos directos e indirectos. De los métodos directos, durante cada mes se colocaron 50 trampas Sherman plegables (23.5 cm de largo, 7.5 cm de ancho y 9 cm de alto; Tallahassee, Florida), cebadas con hojuelas de avena. Las trampas se colocaron en cinco transectos con diez trampas cada uno, cada trampa tuvo una separación de 10 m. Las trampas se desplegaron al atardecer y se revisaron al amanecer del día siguiente (Romero *et al.* 2007). Para los individuos de talla mediana, se emplearon cuatro trampas Havahart Easy Set Live (81 cm de largo, 26 cm de ancho y 31 cm de alto; Lancaster, Pennsylvania). Las trampas fueron cebadas durante tres noches con plátano, y las siguientes tres noches con sardina, para atraer a mamíferos con diferentes hábitos alimenticios (González 2011). Las trampas permanecieron activas durante los siete días de cada muestreo y se revisaron al amanecer y al atardecer. Asimismo, durante el tiempo de muestreo se realizaron transectos diarios de longitud variable durante una hora en la mañana, tarde y noche para obtener registros visuales. Los individuos capturados fueron liberados en el mismo sitio de su captura después de su identificación mediante la guía de Álvarez *et al.* (2015).

De los métodos indirectos, se utilizaron siete cámaras trampa marca Bushnell, modelo 119467C-40LED (Overland Park, Kansas), configuradas con alta sensibilidad al calor y al movimiento, con tres fotografías de ocho megapíxeles por detección y un minuto de intervalo entre cada evento. Las cámaras trampa se colocaron en senderos entre la vegetación, con buena visibilidad y se sujetaron a una altura promedio de 50 cm, de los troncos de árboles. Las cámaras trampa permanecieron en el mismo sitio durante cada muestreo. La ubicación de cada cámara trampa cambió al mes siguiente (Rovero y Zimmermann 2016). Finalmente, se realizaron transectos diarios de longitud variable durante la mañana, tarde y noche para la búsqueda de huellas, excretas y madrigueras. Las excretas y huellas fueron fotografiadas y se compararon con las guías de referencia de Aranda (2012). Cada registro directo e indirecto fue georreferenciación con un dispositivo GPS Garmin, modelo 76CSX (Olathe, Kansas). La lista de especies de mamíferos terrestres no voladores se elaboró de acuerdo con la propuesta de Ramírez *et al.* (2014).

Registros válidos y no válidos

De los registros recolectados de todos los métodos de muestreos, tanto directos como indirectos, se realizó una clasificación filtrada de registros válidos y no válidos. Se consideraron registros válidos todos aquellos que pertenecen a especies de MTNV silvestres y no válidos a todos los que pertenecieron a especies de MTNV domésticas. Adicionalmente, se consideraron registros no válidos, aquellos que no tuvieron una independencia de 24 horas en las fotografías tomadas por las cámaras trampa. Solo los registros válidos fueron considerados para los análisis.

Análisis estadísticos

Con el fin de evaluar el esfuerzo de muestreo, se construyó una curva de acumulación de especies, de acuerdo al algoritmo Mao Tao. El orden de los muestreos se aleatorizó 100 veces, la curva de acumulación de especies se comparó con el modelo de Clench, el cual asume que es posible en el área alcanzar la asíntota y que la taxonomía del grupo está bien definida (Soberón y Llorente 1993). Para la determinación de la riqueza de las especies registradas se utilizaron estimadores paramétricos de abundancia (Chao1 y ACE) y de incidencia (Chao2 y Bootstrap; Gotelli y Colwell 2013). Para estimar la diversidad alfa de las especies que se registraron durante el período de muestreo se usó el estimador Shannon-Wiener, y se calculó la equitatividad utilizando el índice de diversidad máxima (H´máxima) y el valor de la diversidad (H´; Maurer y McGill 2013). Finalmente, para establecer la relación entre la cantidad de registros de especies de mamíferos terrestres no voladores dentro del campus, y la distancia a las edificaciones más cercanas (perturbación antropogénica más próxima), se realizó un análisis de regresión y un análisis de correlación de Pearson (Díaz y Fernández 2001). Los análisis estadísticos se realizaron con los programas EstimatesS 9.1 (Colwell 2013), Species Accumulation Functions (Centro de Investigación en Matemáticas 2003) y PAST 3.24 (Hammer *et al*. 1999-2019).

Resultados

El trabajo de campo incluyó 42 días de muestreo y se obtuvieron 178 registros, pertenecientes a 11 especies, agrupadas en 11 géneros, nueve familias y cuatro órdenes. De las 11 especies obtenidas, ocho correspondieron a la fauna silvestre, y tres a fauna doméstica (Cuadro 1). De los 178 registros, 115 (64.6 %) pertenecieron a especies de fauna silvestre y fueron válidos, 32 (18.0 %) fueron inválidos y 31 (17.4 %) registros correspondieron a especies domésticas (Cuadro 2). Solo los 115 registros de fauna válidos fueron considerados para realizar los análisis.

Cuadro 1. Lista de especies de mamíferos terrestres no voladores, de acuerdo a la propuesta de Ramírez-Pulido *et al.* (2014), registrados mediante los métodos directos (TH = Trampa Havahart, TS = Trampa Sherman, RV = Registro visual); e indirectos (CT = Cámaras trampa, E = Excreta, y RO = Registro olfativo), y gremio trófico, en la Universidad del Mar, campus Puerto Escondido.

Orden / Familia / Especie	Nombre común	Tipo de registro
Didelphimorphia		
Didelphidae		
Didelphis virginiana Kerr	Tlacuache	CT, TH, RV, E
Rodentia		
Sciuridae		
Sciurus aureogaster F. Cuvier	Ardilla gris	RV
Heteromyidae		
Heteromys pictus Thomas	Ratón de abazones	TS
Cricetidae		
Reithrodontomys fulvescens J. A. Allen	Ratón de campo	TS
Muridae		
**Rattus rattus* Linnaeus	Rata doméstica	TS
Carnivora		
Felidae		

Orden / Familia / Especie	Nombre común	Tipo de registro
Herpailurus yagouaroundi (È. Geoffroy Saint–Hilaire)	Onza	CT, RV
**Felis silvestris catus* Schreber	Gato doméstico	CT, TH, RV
Canidae		
**Canis lupus familiaris* Linnaeus	Perro doméstico	CT, RV
Urocyon cinereoargenteus (Schreber)	Zorro gris	CT
Mephitidae		
Spilogale pygmaea Thomas	Zorrillo pigmeo	RO
Lagomorpha		
Leporidae		
Sylvilagus floridanus (J. A. Allen)	Conejo	CT, RV

*especie doméstica.

La curva de acumulación de especies silvestres, obtenida durante los 42 muestreos de campo con el algoritmo Mao Tao, se ajustó al modelo de Clench (a = 1.07, b = 0.11, *rho* = 0.94). La curva de acumulación de los mamíferos terrestres no voladores no alcanzó la asíntota; el modelo predijo 10 especies. La riqueza de especies registrada (ocho especies) es similar al mostrado con los estimadores paramétricos de abundancia (*Chao 1* = 8, *ACE* = 8.6), y de incidencia (*Chao 2* = 8.5, *Bootstrap* = 8.9).

Las especies más abundantes fueron *Didelphis virginiana* (tlacuache; n = 70, σ = 2.47) y *Sylvilagus floridanus* (conejo; n = 19, σ = 0.82), mientras que las especies menos abundantes fueron *Reithrodontomys fulvescens* (ratón de campo; n = 2, σ = 0.31), *Urocyon cinereoargenteus* (*zorro gris*; n = 2, σ = 0.22) y *Spilogale pygmaea* (zorrillo pigmeo; n = 1, σ = 0.15). La mayor cantidad de registros de mamíferos correspondieron al horario nocturno (n = 81), mientras que la menor cantidad se registró en el horario diurno (n = 14), matutino (n = 11) y vespertino (n = 8). Las técnicas con mayor efectividad para el registro de especies fueron las cámaras trampa (s = 6) y la observación visual (s = 6), mientras que de las excretas y la evidencia olfativa solo se obtuvo una especie (Cuadro 1).

Cuadro 2. Número de registros válidos y no válidos (entre paréntesis) obtenidos mediante métodos directos (TH = Trampa Havahart, TS = Trampa Sherman, RV = Registro visual) e indirectos (CT = Cámaras trampa, E = Excreta, y RO = Registro olfativo) en la Universidad del Mar, campus Puerto Escondido.

Especie	**Tipos de Registro**						**Total de Registros**
	TH	**TS**	**RV**	**CT**	**E**	**RO**	
Didelphis virginiana	30(0)	0(0)	1(0)	38(32)	1(0)	0(0)	70(32)
Sciurus aureogaster	0(0)	0(0)	9(0)	0(0)	0(0)	0(0)	9(0)
Heteromys pictus	0(0)	8(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	8(0)
Reithrodontomys fulvescens	0(0)	2(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	2(0)
**Rattus rattus*	0(0)	0(14)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(14)
Herpailurus yagouaroundi	0(0)	0(0)	2(0)	2(0)	0(0)	0(0)	4(0)
**Felis silvestris catus*	0(2)	0(0)	0(0)	0(11)	0(0)	0(0)	0(13)
**Canis lupus familiaris*	0(0)	0(0)	0(0)	0(4)	0(0)	0(0)	0(4)
Urocyon cinereoargenteus	0(0)	0(0)	0(0)	2(0)	0(0)	0(0)	2(0)
Spilogale pygmaea	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	0(0)	1(0)	1(0)
Sylvilagus floridanus	0(0)	0(0)	17(0)	2(0)	0(0)	0(0)	19(0)
				TOTAL			115(63)

*especie doméstica.

La distancia mínima a las edificaciones fue inversamente proporcional al número de registros de *D. virginiana* ($y = 21.183 - 0.161x$, $r = -0.59$) y *S. floridanus* ($y = 10.509 - 0.157x$, $r = -0.72$. Aunque para las demás especies el número de registros fue bajo, parece haber una tendencia inversamente proporcional para *Sciurus aureogaster* (ardilla gris; $y = 5.044 - 0.123x$, $r = -0.41$). Por otro lado, la tendencia fue directamente proporcional para *Herpailurus yagouaroundi* (onza; $y = -1.634 + 0.054x$, $r = 0.65$) y *Heteromys pictus* (ratón de abazones; $y = -0.780 + 0.041x$, $r = 0.63$; (Figura 2). En tanto que para *Urocyon cinereoargenteus*, *Reithrodontomys fulvescens* y *Spilogale pygmaea*, el número de registros no permitieron establecer una tendencia.

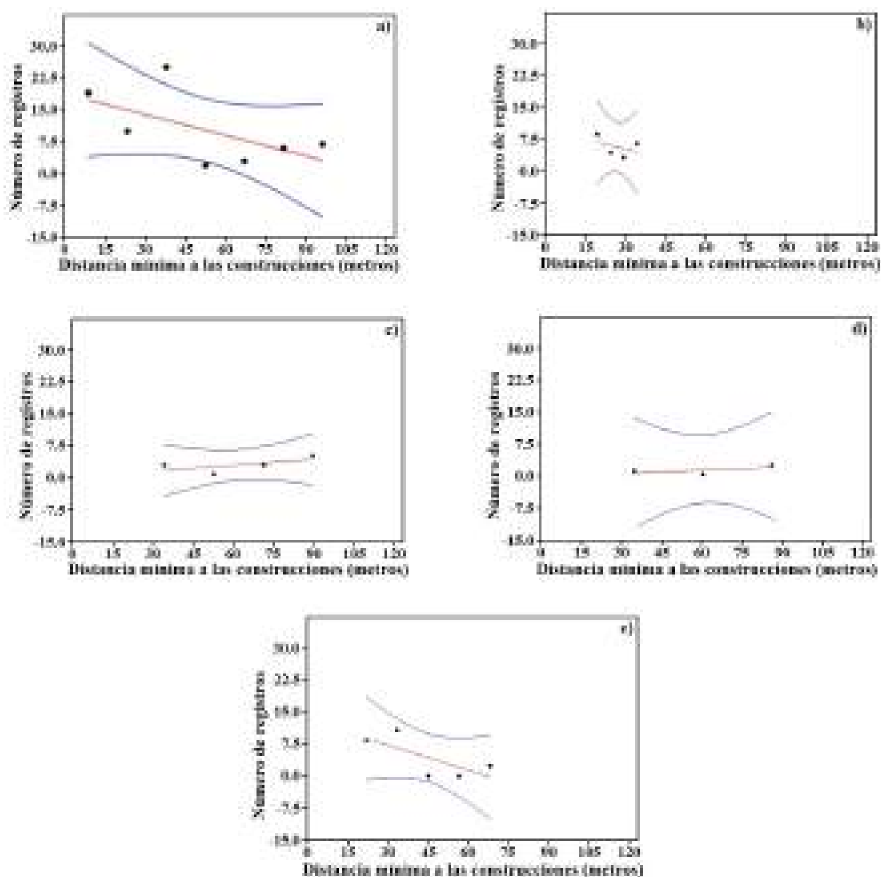


Figura 2. Relación entre la distancia más cercana a las edificaciones en el campus Puerto Escondido de la Universidad del Mar y el número de registros de especies de mamíferos terrestre no voladoras a) *Didelphis virginiana*, b) *Sciurus aureogaster*, c) *Heteromys pictus*, d) *Herpailurus yagouaroundi* y e) *Sylvilagus floridanus*.

Discusión

Se registraron ocho especies de mamíferos silvestres terrestres no voladores, sin embargo, la curva de acumulación de especies no alcanzó la asíntota, debido a que el modelo de Clench predijo diez especies. Posiblemente, las dos especies de MNV que no se registraron y que podrían

ocurrir dentro del campus son: *Dasypus novemcinctus* (armadillo) y *Conepatus leuconotus* (zorrillo espalda blanca). Ambas especies se distribuyen en la Planicie Costera del Pacífico, donde son relativamente comunes (Lira et al. 2005); habitan en una gran variedad de sitios con diferentes tipos de vegetación, incluyendo la selva baja caducifolia conservada o perturbada. Además, estas especies se han registrado en un amplio margen altitudinal, desde el nivel del mar hasta casi los 3000 msnm (Nowak y Paradiso 1983). En el caso de *D. novemcinctus*, debido a su tamaño pequeño, su régimen alimenticio insectívoro y sus costumbres de excavación para la construcción de madrigueras, posiblemente favorecieron para que pasara desapercibido, debido a que en las trampas Havahart el uso de plátano y sardina no fue un cebo que pudiera atraer a esta especie. Por otra parte, *C. leuconotus* es una especie solitaria, de hábitos nocturnos, costumbres excavadoras y de alimentación insectívora, y en menor medida frugívora o carroñera (Mendoza y Ceballos 2005). Los vigilantes nocturnos del campus señalan haberla visto ocasionalmente.

El número de mamíferos silvestres terrestres no voladores encontrados en este estudio es similar al reportado en trabajos llevados a cabo en otras áreas privadas, como los dos jardines botánicos de la Planicie Costera del Pacífico (Chepilme y Puerto Escondido), los cuales tienen ciertas similitudes de extensión geográfica, condiciones climáticas y condiciones de la vegetación. Juárez (2016) documentó diez especies de mamíferos medianos y grandes en el Jardín Botánico Chepilme, en el municipio de San Pedro Pochutla, en 8.5 ha de selva baja caducifolia en regeneración. Por su parte, Madrid (2018) registró nueve especies de mamíferos medianos y grandes en el Jardín Botánico Puerto Escondido, en el municipio de San Pedro Mixtepec, en 16.7 ha de selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en regeneración. Es importante resaltar que la extensión del campus Puerto Escondido Universidad del Mar (13.3 ha) es similar a los jardines botánicos antes mencionados. Aunque en estos sitios, además de selva baja caducifolia, existen fragmentos de selva mediana, lo cual puede proveer una amplia gama de microhábitats debido a la alta variedad de microclimas, y por lo tanto favorecer la presencia y permanencia de especies en sus perímetros. Por otra parte, cabe destacar

que a pesar de que ambos jardines están al borde de la carretera, la intervención antropogénica es menor. Además, están rodeadas de terrenos de conservación privada de más de 100 hectáreas de extensión, los cuales pueden fungir como zonas de amortiguamiento para las especies de los jardines. Asimismo, es necesario señalar que ambos trabajos se enfocaron a los mamíferos medianos y grandes, por lo que no incluyen ratones, que pertenecen al orden más diverso de mamíferos.

Tal como se esperó, las especies silvestres registradas son generalistas o poseen una valencia ecológica amplia. El tlacuache D. virginiana fue la especie más abundante; incluso se capturaron cuatro tlacuaches en las cuatro trampas Havahart colocadas en una sola noche, lo que indica que al menos existen cuatro individuos en el campus. Su alta frecuencia puede atribuirse a sus hábitos generalistas, por lo que se les puede registrar desde áreas conservadas, tierras de cultivo y zonas suburbanas (Ceballos y Miranda 2000); además, que por sus hábitos omnívoros, los cebos utilizados en las trampas Havahart fueron apropiados. Por otra parte, se obtuvieron dos registros de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* por fotografías de cámaras trampa, cerca de las edificaciones. Esta especie además de adaptarse a hábitats alterados, puede llegar incluso a beneficiarse de la perturbación antrópica (Servín y Chacón 2005). Se obtuvieron 18 registros del conejo *Sylvilagus floridanus*, la mayoría de manera visual. Esta especie se ha registrado en claros naturales y tierras agrícolas, se refugia entre vegetación herbácea y arbustiva, la cual se encuentra cerca de las edificaciones del campus. Lo anterior posiblemente favorece su alimentación, la cual se ha reportado que incluye una gran variedad de pastos, hierbas, plántulas, legumbres, frutos y granos (Chapman y Ceballos 1990).

Se tuvieron nueve registros visuales de la ardilla *Sciurus aureogaster*. Esta especie es común dentro del campus, se observó generalmente en el suelo y las ramas de árboles de entre 3 y 8 m de altura en el estacionamiento interior, como cerca a las aulas. Se observó que *S. aureogaster* consumió frutos de *Terminalia catappa* (almendro) y *Spondias mombin* (ciruela), de los que se ha reportado forman parte de su dieta (Valdéz y Téllez 2005). Se obtuvieron ocho registros del ratón de abazones *Heteromys pictus* con trampas Sherman en áreas de vegetación regenerada en el cam-

pus. Estos registros fueron capturas ocasionales, y en lugares específicos de muestreo, lo que indica que el rango de movimiento de la especie puede ser limitado o estrecho. Se recopilaron cuatro registros de la onza *Herpailurus yagouaroundi*, dos de ellos fueron visuales, en los pasillos del campus en las primeras horas laborales de la mañana; y los dos restantes, fueron fotografías tomadas por las cámaras trampa. Sus registros se recolectaron relativamente cerca de edificaciones del campus. Es importante mencionar que, aunque esta especie se encuentra listada en la NOM-059 de SEMARNAT como amenazada, es el felino tropical de México que mejor ha resistido el impacto ambiental, debido a que habita áreas transformadas y con vegetación secundaria (Aranda 2005).

Se obtuvieron dos registros del ratón de campo *Reithrodontomys fulvescens*, mediante captura por trampa Sherman. Su presencia puede explicarse porque tiene distribución amplia, no está amenazada, habita entornos perturbados y por lo tanto sus requerimientos de hábitat y alimentación pueden ser satisfechos en el campus. Por último, se recopiló un registro del zorrillo pigmeo, *Spilogale pygmaea*, por el olor de su orina, característico de la especie y de la cual se ha descrito su composición química (Wood et al. 1991, Wood 1999). El zorrillo pigmeo es una especie endémica de México, con distribución a lo largo de la franja costera del Pacífico y se encuentra registrada en la NOM-059 de SEMARNAT en la categoría de Amenazada, debido a la acelerada destrucción de su hábitat (Ávila y Medellín 2005).

Conforme a lo que se esperaba, el número de registros del ratón de abazones *H. pictus*, granívoro forrajero nocturno del suelo respecto a la distancia mínima a las edificaciones fue directamente proporcional. Esta especie fue registrada en la vegetación secundaria del campus, y aunque puede adaptarse a hábitats perturbados, no suele encontrarse en áreas urbanas. Se ha reportado que es una especie de hábitos solitarios, con locomoción bípeda a través de saltos (Matson et al. 1978). Además, debido a que es granívora, principalmente de árboles, arbustos y lianas; su capacidad para vivir sin aportes de agua y su habilidad para transportar semillas en sus abazones como reserva alimenticia (Ceballos y Miranda 1986), denota que puede encontrar recursos alimenticios en el campus.

Por otro lado, contrario a lo esperado, no todos los registros de los mamíferos terrestres no voladores fueron inversamente proporcionales a la distancia mínima a las edificaciones. En el caso del tlacuache D. virginiana puede explicarse por su horario de actividad principalmente nocturno, lo que le permite acercarse a las edificaciones en horarios donde normalmente no hay actividad humana dentro del campus, y retirarse a sus refugios antes del crepúsculo matutino. Adicionalmente, se ve beneficiado por sus hábitos omnívoros y su capacidad de adaptación a la perturbación antropogénica. Por otra parte, para la zorra gris *U. cinereoargenteus* esta tendencia no pudo analizarse a detalle, debido a que solo se obtuvieron dos registros. Es posible que sea una especie transeúnte, aunque fuera del tiempo de muestro, se observó un individuo al amanecer cerca de los edificios de investigación; además, algunos estudiantes han observado dos individuos en la noche, y son ocasionales sus excretas en los pasillos. Villalobos et al. (2014) reportó en el Jardín Botánico Puerto Escondido, en una selva baja caducifolia en regeneración, cercana al sitio de estudio, que su dieta está constituida por semillas, vertebrados (generalmente aves y pequeños mamíferos) e insectos, por lo que es posible que estos recursos sean obtenidos en el campus. Por otro lado, se ha señalado que su ámbito hogareño varía de 1 a 8 km2, dependiendo de la estación del año y la calidad del hábitat (Carey 1982). De esta manera, el campus puede estar dentro de su área de forrajeo, al igual que los parches de vegetación de los alrededores a la institución.

Del mismo modo, la relación entre la cantidad de registros y la distancia mínima a las edificaciones fue directamente proporcional para la ardilla *S. aureogaster* y el conejo *S. floridanus*. De *S. aureogaster*, herbívoro forrajero diurno arbóreo, se ha reportado que tiene una buena adaptación a entornos con perturbación antropogénica como parques urbanos, parques temáticos y zoológicos, o lugares con una alta aglomeración de personas, donde incluso sus individuos acostumbran a acercarse a los humanos en busca de provisión de alimento (Pernas y Clark 2011). Por su parte, del conejo *S. floridanus*, herbívoro forrajero nocturno del suelo, puede deberse al acostumbramiento a la presencia humana dentro del campus. Los vigilantes, trabajadores, estudiantes y profesores han ob-

servado a este conejo, lo cual confirma que forrajea habitualmente cerca de las edificaciones, en horarios crepusculares vespertinos y nocturnos.

Dadas las condiciones de urbanización de la ubicación del campus, además de las especies de mamíferos silvestres se encontraron tres especies domésticas terrestres no voladoras: *Canis lupus familiaris*, *Felis silvestris catus* y *Rattus rattus*. Su presencia y actividades de forrajeo, caza, marcaje de territorio o exploración dentro del perímetro del campus, implica un riesgo directo a la viabilidad de especies silvestres (Grifo y Rosenthal 1997). Se sabe que este tipo de fauna ha surgido de la mano de la urbanización, la deforestación, la sobrepoblación humana, la agricultura, la ganadería y en general, con todo tipo de alteración antropogénica, asociadas al fenómeno socioeconómico de la globalización (González et al. 2004, Cruz-Reyes 2009). Entre algunos de los problemas causados por este tipo de fauna está la depredación, la competencia directa por recursos, agresiones/marcaciones territoriales y transmisión de parásitos o enfermedades, en la que generalmente la especie doméstica tiene más posibilidades de supervivencia e interrumpe directamente en el ciclo de vida normal de las especies silvestres (Cruz-Reyes 2009).

Estas especies, para efectos del presente estudio, pueden determinarse como "fauna nociva", aludiendo claramente a un sentido antropocéntrico, debido a que "evolutiva y ecológicamente ninguna especie puede ser nociva para la propia naturaleza" (Cruz-Reyes 2009).

Con base en los resultados de este estudio y considerando las especies registradas en otros estudios con condiciones de la vegetación un tanto similares, se puede concluir que las áreas verdes urbanas desempeñan un papel decisivo como paso y albergue transitorio o permanente de la fauna. La presencia y expansión de la urbanización, actualmente ejercen una gran presión de desplazamiento sobre las diferentes especies animales (no solamente mamíferos terrestres no voladores). Por esta razón, un factor que le permite al campus Puerto Escondido de la Universidad del Mar contar con una adecuada cantidad de especies, es poseer zonas de regeneración en sus instalaciones, cuya vegetación y condiciones propias del medio contribuyen a la conservación de la biodiversidad local.

Este trabajo busca aportar a la concientización colectiva respecto a la importancia de las áreas verdes urbanas, mediante el registro de las especies de mamíferos terrestres no voladores, presentados como datos reales que respaldan las premisas de conservación mostradas de manera inicial. Los resultados indican que a pesar de la pequeña extensión del campus (13.3 ha), ciertos factores han permitido la presencia de los mamíferos terrestres no voladores en esta área verde periurbana, incluyendo especies amenazadas como la onza *Herpailurus yagouaroundi* y el zorrillo pigmeo *Spilogale pymaea.* Finalmente, los resultados indican que un área verde periurbana no sustituye un Área Natural Protegida, pero sí contribuye de manera complementaria para la conservación de la biodiversidad de la región. Finalmente, es necesario continuar con el monitoreo de los mamíferos terrestres no voladores, para conocer los cambios en la riqueza y abundancia de acuerdo con las nuevas construcciones. Además, es necesario realizar estudios más detallados sobre la dinámica poblacional, hábitos alimenticios, refugios, entre otros.

Agradecimientos

Agradecemos a las autoridades de la Universidad del Mar por el apoyo para la realización de este trabajo. A Rosario García Alavez por las sugerencias al documento. Asimismo, expresamos nuestro agradecimiento a los comentarios de un revisor anónimo que mejoró el manuscrito.

Referencias documentales

Álvarez, S., Álvarez, T. y González, N. 2015. Guía para la identificación de los mamíferos de México en campo y laboratorio/ Keys for identifying mammals of Mexico in the field and in the laboratory. Asociación Mexicana de Mastozoología, Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste. La Paz.

Aranda M. 2005. *Herpailurus jaguarundi* (Lacépède, 1809). En G. Ceballos y G. Oliva, (Coord.) Los Mamíferos Silvestres de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 358-359.

Aranda, J. 2012. Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México.

Ávila, R. y Medellín, R. A. 2005. *Spilogale pygmaea* Thomas, 1898, en Ceballos G. y Oliva, G. coords., Los Mamíferos Silvestres de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 394-395.

Aranzana, F. 2016. Gestión de zonas verdes urbanas y periurbanas para la conservación de la biodiversidad: el caso de Vitoria-Gasteiz. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales 39 Consultado 24 de septiembre del 2020 https://doi.org/10.31167/csef.v0i39.17470.

Aubry, K. B., Hayes, J. P., Biswell, B. L. y Marcot, B. G. 2003. The ecological role of three dwelling mammals in western coniferous forest. En C.J. Zabel y R.G. Anthony, (Eds.) Management and conservation in the forest of western North America. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 415-443.

Bojorges, J.C. y García, C. 2013. Plan de manejo para la conservación de las aves y mamíferos en la Universidad del Mar. Universidad del Mar, Puerto Escondido.

Briones-Salas, M., Cortés-Marcial M., Lavariega, M. C. 2015. Diversidad y distribución geográfica de los mamíferos terrestres del estado de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 685-710.

Calvo, D., Molina, M. T. y Salvachúa, J. 2007. Ciencias de la tierra y medioambientales. Editorial McGraw-Hill, Madrid.

Carey, A. B. 1982. The ecology of red foxes, gray foxes and rabies in eastern United States. *Wildlife Society Bulletin* 10(1): 18-26.

Ceballos, G. y Miranda, A. 2000. Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica Cuixmala, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Celecia, J. 1997. Urban Ecology: Biodiversity and contemporary stakes of inventories. *Journal d'Agriculture Traditionelle et de Botanique Appliquée* 39(2): 241-263.

Centro de Investigación en Matemáticas. 2003. Species Accumulation Functions. Versión Beta. Consultado 27 de septiembre del 2020 http://www.cimat.mx.

Chapman, J. A. y Ceballos, G. 1990. The cottontails, en J.A. Chapman y J.E.C. Flux, ed., Rabbits, Hares and Pikas. Status Survey and Conservation Action Plan. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Suiza, pp. 95-110.

Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from sample. Versión 9.1.0. Consultado 24 de septiembre del 2020 http://www.purl.ocloc.org/estimates.

Cruz-Bazán, E. J., Pech-Canché, J. M., Cimé-Pool, J. A. 2017. Diversidad de mamíferos terrestres en un área privada de conservación en México. *Ecosistemas y recursos agropecuarios* 4(10): 123-133.

Cruz-Reyes, A. 2009. Fauna feral, fauna nociva y zoonosis, en A. Lot y Z. Cano-Santana, eds., Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., pp. 453-461.

Cruz, A. 2009. Fauna feral, fauna nociva y zoonosis, en A. Lot y Z. Cano, eds., Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, pp. 453-461.

Díaz, S. y Fernández, P. 2001. Determinación del tamaño muestral para calcular la significación del coeficiente de correlación lineal. *Cadernos de Atención Primaria* 9: 209-211.

González, G., Briones-Salas, M. y Alfaro, A. M. 2004. Integración del conocimiento faunístico del estado. En García-Mendoza, A. J., Ordónez, M. J. y Briones-Salas, M. (Coords) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México, D.F., pp. 449-466.

González, A. 2011. Métodos de estimación, captura y contención de mamíferos, en S. Gallina y C. López, eds., Manual de técnicas para el estudio de la fauna. Universidad Autónoma de Querétaro, Querétaro, pp. 124-132.

González-Salazar, C., Martínez-Meyer, E. y López-Santiago, G. 2014. A hierarchical classification of trophic guilds for North American birds and mammals. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(3): 931-941.

Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. 2013. Estimating species richness. En Magurran, A. E. y McGill, B. J. (Eds) Biological diversity. Frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press, Nueva York, pp. 39-54.

Grifo, F. y Rosenthal, J. 1997. Biodiversity and Human Health. Island Press, Washington.

Hammer, O., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. 1999-2019 PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Versión 3.24. Consultado 24 de septiembre del 2020 http://ww.folk.uio.no/ohammer/past.

Juárez, N. 2016. Diversidad de mamíferos medianos y grandes y evaluación de su hábitat para una propuesta de manejo en el Jardín Botánico "Chepilme" de la Universidad del Mar, región Costa, Oaxaca. Tesis de Maestría en Manejo de Fauna Silvestre, Universidad del Mar, Puerto Escondido.

Lira-Torres I., Camacho-Escobar, M. A. y Hernández-Santiago, C. 2005. Mamíferos de la bahía y micro-cuenca del río Cacaluta, municipio de Santa María Huatulco, Oaxaca, en J.M. Domínguez-Licona, ed., Diagnóstico de los recursos naturales de la bahía y micro-cuenca de Cacaluta. Universidad del Mar, Huatulco, pp. 267-280.

Madrid, K. 2018. Diversidad de mamíferos medianos y grandes y evaluación de su hábitat en el Jardín Botánico Puerto Escondido de la Universidad del Mar, Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad del Mar, Puerto Escondido.

Matson, J. O., Baker, R. H. y Greer, J. K. 1978. New records of mammals in the state of Zacatecas, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 23(1): 154-156.

Mendoza, Á. y Ceballos, G. 2005. *Conepatus leuconotus* (Lichtenstein, 1832). En Ceballos, G. y Oliva, G. (Coords) Los Mamíferos Silvestres de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 386-387.

Navarro-Frías, J., González-Ruiz. N., Álvarez-Castañeda, S. 2007. Los mamíferos silvestres de Milpa Alta, Distrito Federal: lista actualizada y consideraciones para su conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 23(3): 103-124.

Nowak, R. M. y Paradiso, J. L. 1983. Walker's mammals of the world. The Johns Hopkins Universty press, Baltimore.

Pautasso, M. 2007. Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. *Ecology Letters* 10(1): 16-24.

Periódico Oficial, Gobierno del Estado de Oaxaca. 2002. *Universidad del Mar. Decreto de Creación de la Universidad del Mar*. Fecha de consulta: 19 de febrero de 2021. Dirección electrónica: http://www.umar.mx/DocsUMAR/01-DecretoCreacion.pdf

Pernas, A. J. y Clark D. W. 2011. A summary of the current progress toward eradication of the mexican gray squirrel (*Sciurus aureogaster* F. Cuvier, 1829) from Biscayne National Park, Florida, USA, en C.R. Veitch, M.N. Clout y D.R. Towns, eds., Island invasives: eradication and management. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Suiza, pp. 222-224.

RAE [Real Academia Española]. 2019. Diccionario en línea. Consultado el 23 de marzo de 2019. http://www.rae.es/

Ramírez-Pulido, J., González-Ruiz, N., Gardner, A. L. y Arroyo-Cabrales, J. 2014. List of recent land mammals of Mexico. *Special Publications, Museum of Texas Tech University* 63: 1-69.

Romero, M., C. Sánchez, C. García y Owen, R. 2007. Mamíferos pequeños. Manual de técnicas de captura, preparación, preservación y estudio. Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Rovero, F. y Zimmermann, F. 2016. Camera features related to specific ecological applications, en F. Rovero y F. Zimmermann, eds., Camera trapping for wildlife research. Pelagic Publishing, Exeter, pp. 10-30.

Santos, D. 2015. Diversidad, dieta y dinámica poblacional de los murciélagos frugívoros en la Universidad del Mar, campus Puerto Es-

condido, Oaxaca. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad del Mar, Puerto Escondido.

Schimpp, S. A., Li, H. y Kalcounis-Rueppell, M. C. 2018. Determining species specific nightly bat activity in sites with varying urban intensity. *Urban Ecosystems* 21: 541-550.

Servín, J. y Chacón, E. 2005. *Urocyon cineroargenteus* (Schreber, 1775). En Ceballos, G. y Oliva, G. (Coords) Los Mamíferos Silvestres de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 354-355.

SIMEC-CONANP. 2018. Sistema de Información, Monitoreo y Evaluación para la Conservación-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Consultado el 12 de octubre de 2018 https://simec.conanp.gob.mx/

Torres, R. 2004. Tipos de vegetación. En García-Mendoza, A. J., Ordónez M.J. y Briones-Salas, M. (Coords) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund, México, D.F., pp. 105-117.

Trejo, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones geográficas* 39: 40-52.

Váldez, M. y Téllez, G. 2005. *Sciurus aureogaster* F. Cuvier, 1829, en G. Ceballos y G. Oliva, coords., Los Mamíferos Silvestres de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México, pp. 547-548.

Villalobos-Escalante, A., Buenrostro-Silva, A. y Sánchez-de la Vega, 2014. Dieta de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* y su contribución a la dispersión de semillas en la costa de Oaxaca, México. *Therya* 5(1): 355-363.

Wood, W. F. 1999. The history of skunk defensive secretion research. The Chemical Educator 4: 44-50.

Wood, W. F., Morgan, C. G., Miller, A. 1991. Volatile components in defensive spray of the spotted skunk, *Spilogale putorius*. *Journal of Chemical Ecology* 17(7): 1415-1420.

Zamorano, G.C. 2014. Gestión de las Áreas Privadas de Conservación (APC) en Veracruz: hacia la construcción de una propuesta para el Estado. Tesis de Maestría en Gestión Ambiental para la Sustentabilidad, Universidad Veracruzana, Xalapa.

Zaragoza, E. P., MacSwiney, M. C. y Hernández, S. F. 2015. La conservación de la biodiversidad en las tierras privadas de México. *Ciencia UANL* 75: 8-14.

Capítulo 9

Lista de los murciélagos hospederos del virus del dengue en México

Itandehui Hernández-Aguilar[1,*], Consuelo Lorenzo[1], Antonio Santos-Moreno[2], Eduardo J. Naranjo[1] y Darío Navarrete Gutiérrez[3]

Resumen

El virus del dengue (DENV) es transmitido por mosquitos, principalmente *Aedes aegypti* y *A. albopictus* y se mantiene en la naturaleza en dos ciclos de transmisión: el urbano y el selvático. Este último infecta principalmente a primates no humanos, pero se ha sugerido un posible papel secundario de otros mamíferos como hospederos, entre ellos los murciélagos. El objetivo de este trabajo es ofrecer un panorama general de las especies de murciélagos positivas al DENV en México. Para ello, se realizó una búsqueda de los estudios publica-

[1] Departamento de Conservación de la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio María Auxiliadora, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
[2] Laboratorio de Ecología Animal. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. Hornos número 1003, Colonia La Noche Buena, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.
[3] Departamento de Observación y Estudio de la Tierra, la Atmósfera y el Océano. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio María Auxiliadora, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
[*] Autor para correspondencia: itandehui0901@gmail.com

dos sobre infección natural y experimental (inoculación del virus) del DENV en murciélagos. Desde 2008 hasta 2020 se han realizado 8 investigaciones que exploraron la presencia del DENV en murciélagos de México (75% son de infección natural y 25% experimental). El DENV se ha examinado en 913 murciélagos de 30 especies. El DENV fue positivo en 57 individuos de nueve especies de cuatro familias. Las especies con mayor número de casos positivos fueron *Artibeus jamaicensis* y *Desmodus rotundus* con 40.35% y 14.03%, respectivamente. Los resultados evidencian la exposición de los murciélagos al DENV en 21.9% de los estados de México. Sin embargo, hasta ahora no se ha demostrado que los murciélagos sean los hospederos esenciales en el mantenimiento y transmisión del DENV al humano.

Palabras clave: ciclo selvático, dengue, fiebres hemorrágicas, quirópteros, reservorio

Introducción

El virus del dengue (DENV) provoca la fiebre hemorrágica del dengue, que es considerada la enfermedad viral reemergente transmitida por artrópodos más importante en el mundo (OMS, 2020). En 2019, para México se confirmaron 41,505 casos humanos, de los cuales, 0.33% terminaron en defunciones (Secretaría de Salud, 2019). El DENV pertenece al género *Flavivirus* que se caracteriza por producir fiebres hemorrágicas (FHV) en los humanos (Salomón y Mallewa, 2001).

El DENV es transmitido por mosquitos del género *Aedes* (*A. aegypti* y *A. albopictus*) y presenta cinco serotipos (DENV-1, DENV-2, DENV-3, DENV-4 y DENV-5) y dos ciclos de transmisión: urbano y selvático (Mustafa *et al.*, 2015). En el ciclo urbano los hospederos son los humanos, mientras que, en el ciclo selvático, hasta ahora solo conocido en África y Asia, involucra primates no humanos como hospederos, aunque se ha sugerido un posible papel secundario de otros mamíferos como hospederos potenciales (especies que por sus características ecológicas pueden ser más susceptibles que otras a infectarse por el DENV), entre ellos los murciélagos (Weaver y Vasilakis, 2009; Perea-

Martínez *et al.*, 2013; Mustafa *et al.*, 2015). El desbordamiento de virus como los del Ébola, SARS-CoV, Nipah, MERS-CoV, y recientemente SARS-CoV-2, desde la fauna silvestre hacia el humano, han llamado la atención hacia los murciélagos en las últimas décadas, por lo que cada vez hay un mayor interés en reconocer las especies hospederas de virus específicos (Calisher *et al.*, 2006; Schountz, 2014; Colunga-Salas *et al.*, 2020; Zhou *et al.*, 2020).

Los murciélagos son, después de los roedores y primates, el tercer grupo de mamíferos que albergan la mayor proporción de virus zoonóticos (Hayman, 2016; Olival *et al.*, 2017; Fagre y Kading, 2019). Lo anterior se debe a características biológicas como la capacidad de volar, esperanza de vida larga en relación con el tamaño de su cuerpo, hibernación en las zonas templadas, hábitos gregarios, diversidad de hábitos de alimentación y un sistema inmune único que los convierte en hospederos de una alta riqueza de virus (Calisher *et al.*, 2006; Luis *et al.*, 2013; Hayman, 2016).

El DENV no ha sido analizado ampliamente en murciélagos, pero se tienen registros de especies positivas en otros países de las Américas y que se distribuyen en México (Platt *et al.*, 2000; Thoisy *et al.*, 2009; Vicente-Santos *et al.*, 2017; Calderón *et al.*, 2019). En Costa Rica y Ecuador, se detectaron anticuerpos contra el DENV en murciélagos de los géneros *Artibeus*, *Molossus* y *Uroderma* (Platt *et al.*, 2000). En 2009 y 2019, se reportó la presencia de ARN viral del DENV en *Carollia perspicillata* en la Guyana Francesa y Colombia (Thoisy *et al.*, 2009; Calderón *et al.*, 2019). Otras especies hospederas reportadas recientemente en Costa Rica y Colombia son los filostómidos *Glossophaga soricina* y *Phyllostomus discolor*, los molósidos *Eumops glaucinus*, *Molossus pretiosus*, *M. rufus* y *M. sinaloae*, el vespertiliónido *Rhogeessa bickhami* y el emballonúrido *Balantiopterix plicata* (Vicente-Santos *et al.*, 2017; Calderón *et al.*, 2019). Por todo lo anterior, y debido a que los murciélagos han sido señalados como el orden de mamíferos más susceptible a la infección por el DENV en las Américas (Robles-Fernández *et al.*, 2020), realizamos una revisión de los trabajos que han explorado la presencia del DENV en murciélagos en México de 2008 a 2020, y presentamos un listado de las especies examinadas y las que han resultado positivas al DENV en México.

Materiales y métodos

Todos los estudios que han examinado la infección natural en murciélagos, así como los estudios en los que se ha inoculado el DENV en murciélagos o células de murciélagos para evaluar la replicación del virus, fueron consultados en *Google Scholar*, *Web of Science* y *PubMed*. También se consultaron las bases de datos mundiales proporcionadas por Olival *et al.* (2017) (http://doi.org/10.5281/zenodo.596810) y se extrajeron los datos del DENV de la plataforma DBatVir (http://www.mgc.Ac.cn/DBatVir/). La búsqueda incluyó las siguientes palabras en español e inglés: dengue, dengue hemorrágico, enfermedades infecciosas, epidemia, fiebre del dengue, Flaviviridae, *Flavivirus*, hospedero, México, murciélagos, quirópteros, reservorio y zoonosis. De los estudios encontrados, se extrajeron los datos disponibles de cada individuo de cada especie, tales como especie, familia, sitio de colecta (cueva, sitio urbano, sitio con cobertura vegetal, cultivo) y año de colecta, entidad federativa, tipo de muestra (sangre, tejidos), método de detección y cita bibliográfica. Además, se incluyó si el murciélago fue negativo o positivo al DENV.

Para este estudio, se consideraron como individuos positivos aquellos en los que se ha detectado el ARN viral del dengue o por la presencia de anticuerpos contra el DENV que indica una infección anterior en los murciélagos. Se elaboró una base de datos que se sintetiza en el Cuadro 1.

Los estados de México que cuentan con al menos un estudio realizado se presentan en un mapa que se construyó en el programa ArcGis Desktop versión 10.2.1. Se evaluó la posible asociación positiva entre el número de individuos de cada especie examinada con el número de individuos positivos al DENV a través del coeficiente de correlación de Pearson. Los análisis se realizaron en el programa R (Core Team, 2018).

Cuadro 1. Recopilación de los datos disponibles de las especies de murciélagos de México en las que se ha explorado la presencia del virus del dengue

Especie	Gremio trófico	NE Individuos examinados	NP Individuos positivos	% positivos	Serotipo	Sitio de colecta	Estado	Tipo de muestra	Método	Referencia
Emballonuridae										
Balantiopteryx plicata	In	11	0	0	3	U	Mo	S, T	PCR, PRNT	6
Saccopteryx bilineata	In	1	0	0	-	Cv	Ch	T	PCR	5
Natalidae										
**Natalus mexicanus*	In	8	2	25.0	-	U	Co, Ja	S, T	ELISA, PCR	1
Vespertilionidae										
**Myotis nigricans*	In	37	7	18.9	-	U	Ve	S, T	ELISA, PCR	1
Rhogeessa parvula	In	1	0	0	-	U	Mo	S, T	PCR, PRNT	6
Rhogeessa tumida	In	1	0	0	-	U	Ca	S, T	PCR, PRNT	6
Pipistrellus hesperus	In	1	0	0	-	U	Mo	S, T	PCR, PRNT	6
Mormoopidae										
Pteronotus fulvus	In	1	0	0	-	Cv	Ca	T	PCR	5
**Pteronotus mesoamericanus*	In	39	3	7.7	-	U, Cv	Ca, Co, Ja, Ve	S, T	ELISA, PCR	1,5,7
Phyllostomidae										

Especie	Gremio trófico	NE Individuos examinados	NP Individuos positivos	% positivos	Serotipo	Sitio de colecta	Estado	Tipo de muestra	Método	Referencia
**Desmodus rotundus*	He	125	8	6.4	1,2,3,4	Cu, U, Cv	Ca, Ch, Hi, Ja	S, T	PCR, PRNT	5,6,7,8
Diphylla ecaudata	He	6	0	0	1,2,3,4	U	Yu	S	PRNT	3
Mimon cozumelae	Ca	1	0	0	-	U	Yu	S	PRNT	3
Choeroniscus godmani	Ne	8	0	0	-	U, Cv	Ca, Ja	S, T	PCR, PRNT	6,7
Hylonycteris godmani	Ne	1	0	0	-	U	Ca	-	PCR, PRNT	6
Hylonycteris underwoodi	Ne	2	0	0	1,2,3,4	U, Cv	Ch, Mo	S, T	PCR, PRNT	5,6
Glossophaga sp.	Ne	3	0	0	-	U, Cv	Ca	S, T	PCR, PRNT	6
Glossophaga commissarisi	Ne	10	0	0	-	U, Cv	Ca, Ch, Ja	S, T	PCR, PRNT	5,6,7
**Glossophaga soricina*	Ne	55	6	10.9	1,2,3,4	U, Cv	Ca, Ch, Ja, Yu	S, T	PRNT, PCR	3,5,7
Leptonycteris curasoae	Ne	2	0	0	-	-	Ja	T	PCR	5
Carollia perspicillata	Fr	20	0	0	1,2,3	U, Cv	Ca	S, T	PCR, PRNT	5,6
**Carollia sowelli*	Fr	49	1	2	1,2,3,4	U, Cv	Ca, Ch, Ve	S, T	ELISA, PCR, PRNT	1,5,6
**Sturnira parvidens*	Fr	65	1	1.5	1,2,3,4	U, Cv	Ca, Ch, Ja, Mo, Ve, Yu	S, T	ELISA, PCR, PRNT	1,3,5,6,7

Especie	Gremio trófico	NE Individuos examinados	NP Individuos positivos	% positivos	Serotipo	Sitio de colecta	Estado	Tipo de muestra	Método	Referencia
Sturnira hondurensis	Fr	12	0	0	1,2,3,4	U, Cv	Ch, Ja, Mo	S, T	PCR, PRNT	5,6,7
Chiroderma villosum	Fr	1	0	0	-	Cv	Ca	S, T	PCR, PRNT	6
Platyrrhinus helleri	Fr	1	0	0	-	U, Cv	Ch	T	PCR	5
Uroderma bilobatum	Fr	1	0	0	-	Cv	Ch	T	PCR	5
**Artibeus jamaicensis*	Fr	424	33	7.8	1,2,3,4	U, Cv	Ca, Ch, Co, Hi, Ja, Mo, Ve, Yu	S, T	ELISA, PCR, PRNT	1,2,3,4,5,6,7
**Artibeus lituratus*	Fr	95	6	6.3	1,2,3,4	U, Cv	Ca, Ch, Mo, Yu	S, T	ELISA, PCR, PRNT,	3,5,6
Artibeus phaeotis	Fr	3	0	0	1,2,3,4	Cv	Ca, Ja	T	PCR	5,7
Artibeus watsoni	Fr	2	0	0	-	U, Cv	Ca, Ja	T	PCR	6,7
Centurio senex	Fr	2	0	0	-	-	Ja	T	PCR	7
TOTAL		988	67							

Gremio trófico: Fr: frugívoro, Ca: carnívoro, He: hematófago, In: insectívoro, Ne: nectarívoro. **NE: número de individuos examinados. NP: número de individuos positivos. Sitio de Colecta:** U: área urbana, Cv: cobertura vegetal, Cu: cueva. Estado: Ca: Campeche, Ch: Chiapas, Co: Colima, Hi: Hidalgo, Ja: Jalisco, Mo: Morelia, Ve: Veracruz, Yu: Yucatán. Tipo de muestra examinada: S: Sangre, T: tejidos. Método: ELISA: ensayo por inmunoabsorción ligado a enzimas, PCR: Reacción en Cadena de la Polimerasa, PRNT: Prueba de neutralización por reducción en placas.
*Las especies positivas al DENV se encuentran marcadas con un asterisco.
Los números en la columna referencia aluden a los ocho estudios citados en la figura 2.

Resultados

Desde 2008 hasta 2020, se han realizado ocho investigaciones en ocho estados de México que han explorado la infección del DENV en murciélagos (figura 1). En la última década se ha realizado el 87.5% de estos estudios. En cuatro de los estados (Colima, Hidalgo, Jalisco y Veracruz) se han examinado menos de cinco especies, en Morelos y Yucatán entre 6-10 especies y en Campeche y Chiapas más de 10 especies (figura 1). El número de individuos analizados es mayor a 100 en Campeche, Jalisco, Morelos, Veracruz y Yucatán, entre 51-100 individuos en Chiapas y Colima, mientras que Hidalgo es el estado con menor número de individuos analizados (*n*=16; figura 1). El 62.5% de los estudios incluyen muestras de un estado, 25% dos estados y 12.5% tres estados. El 75% de los estudios evaluaron la infección natural y 25% realizaron la inoculación del virus en murciélagos. El número de individuos examinados en cada uno de los estudios oscila entre 23 y 239 individuos, mientras que el número de especies varía de una hasta 17 (figura 2). El coeficiente de correlación de Pearson mostró que el número de individuos examinados de cada especie de murciélago está correlacionado con el número de individuos positivos al DENV (r= 0.960).

La infección natural del DENV se ha examinado en 913 murciélagos de 30 especies. De ellos, han sido positivos 6.4% (*n*= 57) de los individuos en siete estados. Los estados con mayor número de casos positivos son Yucatán (45.6%) y Veracruz (19.3%), mientras que Campeche y Chiapas son los estados con menor número, con 7.0 % y 3.5%, respectivamente. La infección experimental se ha realizado en 75 individuos de *Artibeus jamaicensis* en Morelos y ha sido exitosa en 13.3% (*n*= 10) de los individuos. De los 57 casos positivos, las especies con mayor número de individuos positivos al DENV son *A. jamaicensis* (*n*= 23, 40.3%), *Desmodus rotundus* (*n*= 8, 14.0 %) y *Myotis nigricans* (*n*= 7, 12.3%), mientras que para *Carollia sowelli* y *Sturnira parvidens* solo se ha registrado un caso positivo para cada una.

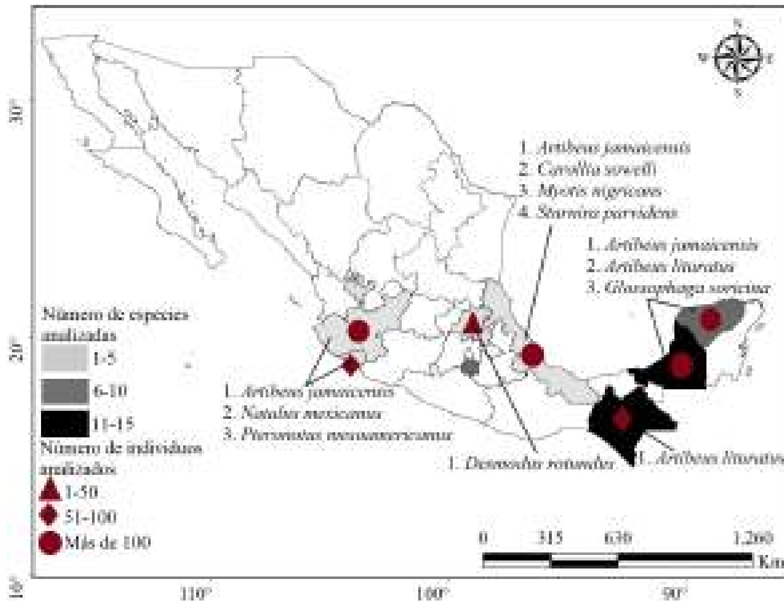


Figura 1. Estados de México en los que se han realizado estudios que han explorado la presencia del virus del dengue en murciélagos y especies de murciélagos positivas a él.

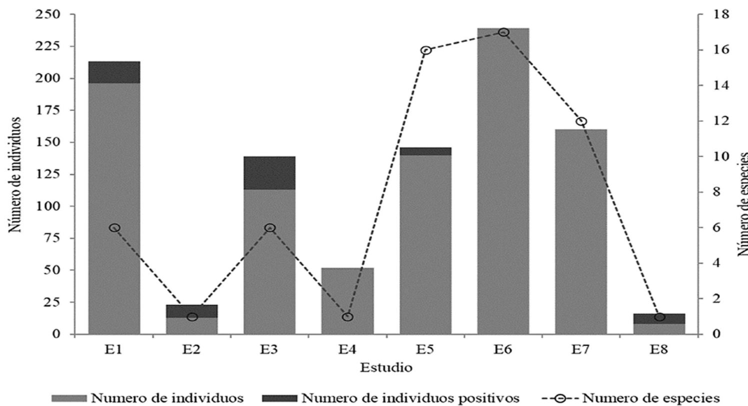


Figura 2. Número de individuos, individuos positivos y número de especies en las que se ha examinado el virus del dengue en ocho estudios (E1-E8) realizados en México. E1: Aguilar-Setien *et al.* (2008), E2: Perea-Martínez *et al.* (2013), E3: Machain-Williams *et al.* (2013), E4: Cabrera-Romo *et al.* (2014), E5: Sotomayor-Bonilla *et al.* (2014), E6: Cabrera-Romo *et al.* (2016), E7: Sotomayor-Bonilla *et al.* (2018); E8: Abundes-Gallegos *et al.* (2018).

Discusión

En México, los estudios sobre virus asociados con mamíferos silvestres se intensificaron a principio de la década de 1990 y hasta el 2018 se habían reconocido 27 especies de murciélagos hospederas de virus zoonóticos (cualquier virus que se ha detectado en humanos y en al menos otra especie hospedera de mamífero) en 90.6% de los estados del país (Olival *et al*., 2017; Colunga-Salas *et al*., 2020). Específicamente para el DENV, desde 2008 hasta 2020, solo 25% de los estados del país han sido considerados para evaluar la presencia del virus en murciélagos. El hecho de que más del 80% de los estudios se hayan realizado en la última década y en los estados de Campeche, Chiapas, Colima, Hidalgo, Jalisco, Veracruz, y Yucatán, indica que hay un interés creciente en desarrollar estudios del DENV y sus especies hospederas en el país. Lo anterior puede estar relacionado con una alta incidencia de dengue en humanos en los estados mencionados anteriormente, ya que estos ocuparon los primeros lugares en número de casos de esta enfermedad en el país en la última década y también son estados con alta probabilidad de ocurrencia de dengue en humanos (Bhatt *et al*., 2013).

En general, se observó un porcentaje de individuos positivos al DENV del 6.2%. Este porcentaje, aunque bajo, es similar a lo reportado en otros estudios que se han realizado en Colombia (0.7%; Calderón *et al*., 2019) y Guayana Francesa (12.1%; Thoisy *et al*., 2009). Las especies con mayor número de individuos examinados, *Artibeus jamaicensis* (*n*= 349) y *Desmodus rotundus* (*n*= 125), fueron las especies con mayor número de individuos positivos. La anterior relación positiva puede deberse a que son especies abundantes en el neotrópico y frecuentes con la captura por medio de redes de niebla, este método de captura es utilizado en todos los estudios realizados en el país (Medellín *et al*., 2000). Como consecuencia, *A. jamaicensis* y *D. rotundus* presentaron mayor frecuencia de aparición en los estudios y, por tanto, un mayor número de muestras en diferentes estados del país. Por ejemplo, *A. jamaicensis* ha sido incluido en 87.5% de los estudios y *D. rotundus* en 50%. Cabe mencionar que en 33.3% de las especies de murciélagos examinadas hasta el 2020, solo se ha examinado un individuo, lo cual, dificulta poder detectar el ARN viral o anticuerpos contra el DENV.

Los resultados de infección natural y dos estudios de infección experimental en *A. jamaicensis* en Morelos sugieren que el DENV se replica ineficientemente en esta especie (Perea-Martínez *et al.*, 2013; Cabrera-Romo *et al.*, 2014). Con los datos disponibles, es probable que los murciélagos de México estén siendo infectados al alimentarse de mosquitos infectados o a través de sus ectoparásitos (Abundes-Gallegos *et al.*, 2018). Hasta ahora, no se ha demostrado que los murciélagos sean los hospederos esenciales en el mantenimiento y transmisión del DENV (Haydon *et al.*, 2002). Sin embargo, futuros estudios pueden explorar la infección natural y experimental de más de 100 especies de murciélagos de México que no han sido estudiadas hasta el 2020. Con esto, se espera esclarecer el papel que juegan los murciélagos como reservorios del DENV. Los experimentos de inoculación del DENV en murciélagos, que se desarrollen posteriormente, deberán considerar especies de otros géneros como *Carollia* sp., *Desmodus rotundus*., *Glossophaga* sp., *Myotis* sp., *Natalus* sp., *Pteronotus* sp., y *Sturnira* sp., que han resultado positivas al DENV y que podrían replicar el virus eficientemente. Se anima también a realizar estudios de infección a nivel celular que ayuden a entender los mecanismos de interacción y compatibilidad a nivel receptor, así como investigar el papel que juegan los ectoparásitos en la transmisión del DENV, ya que se ha mencionado que estos podrían tener el mismo papel que los mosquitos selváticos en la epidemiología del DENV (Abundes-Gallegos *et al.*, 2018).

Este trabajo representa el primer acercamiento a conocer la distribución del DENV en murciélagos de México. Los resultados indican que nuestro conocimiento de las especies hospederas es limitado. Considerando que los murciélagos son el orden de mamíferos de las Américas más susceptible a la infección por el DENV (Robles-Fernández *et al.*, 2020), se requiere un mayor número de investigaciones al respecto.

Agradecimiento

El Instituto Politécnico Nacional de México CIIDIR-OAX y El Colegio de La Frontera Sur brindaron apoyo logístico para la redacción del artículo. El Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-

CONACYT apoyó el proyecto 251053, del cual se derivó este estudio. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT) otorgó una beca para estudios de doctorado al primer autor.

Referencias documentales

Abundes-Gallegos, J., Salas-Rojas, M., Gálvez-Romero, G., Perea-Martínez, L., Obregón-Morales, C., Morales-Malacara, J. B., Chomel, B., Stuckey, M., Moreno-Sandoval, H., García-Baltazar, A., Nogueda-Torres, B., Zuñiga, G., Aguilar-Setién, A. 2018. Detection of Dengue virus in bat flies (Diptera: Streblidae) of common vampire bats, *Desmodus rotundus*, in Progreso, Hidalgo, México. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 18(1): 70-73.

Aguilar-Setien, A., Romero-Almaraz, M., Sánchez-Hernández, C., Figueroa, R., Juárez-Palma, L.P., García-Flores, M.M., Vásquez-Salinas, C., Salas-Rojas, M., Hidalgo-Martínez, A.C., Aguilar-Pierlé, S., García-Estrada, C., Ramos, C. 2008. Dengue virus in Mexican bats. Epidemiology and Infection 136: 1678-1683.

Bhatt, S. I., Gething, P.W., Brady, O. J., Messina, J. P., Farlow, A. W., Moyes, C. L., Drake, J. M., Brownstein, J. S., Hoen, A. G., Sankoh, O., Myers, M. F., George, D. B., Jaenisch, T., Wint, G. R., Simmons, C.P., Scott, T. W., Farrar, J. J., Hay, S.I. 2013. The global distribution and burden of dengue. Nature 496(7446): 504-507.

Cabrera-Romo, S., Recio-Totoro, B., Alcalá, A. C., Lanz, H., Del Ángel, R. M., Sánchez-Cordero, V., Rodriguez-Moreno, A., Ludert, J. E. 2014. Experimental inoculation of *Artibeus jamaicensis* bats with dengue virus serotypes 1 or 4 showed no evidence of sustained replication. The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 91: 1227-1234.

Cabrera-Romo, S., Max-Ramírez, C., Recio-Totoro, B., Tolentino-Chi, J., Lanz, H., Del Angel, R. M., Ludert, J. E. 2016. No evidence of dengue virus infections in several species of bats captured in central and Southern México. Zoonoses Public Health 63: 579-583.

Calderón, A., Guzmán, C., Mattar, S., Rodríguez, V., Martínez, C., Violet, L., Martínez, J., Figueiredo, L.T.M. 2019. Dengue virus in bats

from Córdoba and Sucre, Colombia. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 19(10): 747-751.

Calisher, C. H., Childs, J.E., Field, H. E., Holmes, K. V., Schountz T. 2006. Bats: Important reservoir hosts of emerging viruses. Clinical Microbiology Reviews 19: 531-545.

Colunga-Salas, P., Sánchez-Montes, S., Grostieta, E., Verde-Arregoitia, L.D., Cabrera-Garrido, M.Y., Becker, I., León-Paniagua, L. 2020. What do studies in wild mammals tell us about human emerging viral diseases in Mexico? *Transboundary and Emerging Diseases* 67(1): 3-45.

Core Team R. 2018. R: A language and environment for statistical computing.

Fagre, A., Kading, R. 2019. Can bats serve as reservoirs for arboviruses?. Viruses 11: 25.

Haydon, D. T., Cleaveland, S., Taylor, L. H., Laurenson, M. K. 2002. Identifying reservoirs of infection: a conceptual and practical challenge. *Emerging Infectious Diseases* 8(12): 1468-1473.

Hayman, D. 2016. Bats as viral reservoirs. *Annual Review of Virology* 3: 77-99.

Luis, A.D., Hayman, D. T., O'Shea, T. J., Cryan, P. M., Gilbert, A. T., Pulliam, J. R., Mills, J.N., Timonin, M. E., Willis, C. K., Cunningham, A. A., Fooks, A. R., Rupprecht, C. E., Wood, J. L., Webb, C. T. 2013. A comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses: are bats special? *Proceedings of the Royal Society* 280: 20122753.

Machain-Williams, C., López-Uribe, M., Talavera-Aguilar, L., Vera-Escalante, L., Puerto-Manzano, F., Ulloa, A., Farfán-Ale, J. A., García-Rejon, J., Bradley, J., Blitvich, J., Loroño-Pino, A. M. 2013. Serologic evidence of Flavivirus infection in bats in the Yucatán Peninsula of México. *Journal of Wildlife Diseases* 49(3): 684-689.

Medellín, R. A., Equihua, M., Amin, M. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology* 14: 1666-1675.

Mustafa, M. S., Rasotgi, V., Jain, S., Gupta, V. 2015. Discovery of fifth serotype of dengue virus (DENV-5): A new public health dilemma in dengue control. *Medical Journal Armed Forces India* 71(1): 67-70.

Olival, K. J., Hosseini, P.R., Zambrana, T., Ross, N., Bogich, T. L., Daszak, P. 2017. Host and viral traits predict zoonotic spillover from Mammals. *Nature* 546(7660): 646-650.

[OMS] Organización Mundial de la Salud. 2020. *Fiebre del dengue. Hoja de información.* https://archive.is/20120629002550/www.searo.who.int/en/Section10/Section332_12647.html. Consultado el 10 de diciembre de 2020.

Perea-Martínez, L., Moreno-Sandoval, H., Moreno-Altamirano, M., Salas-Rojas, M., García-Rojas, M., Aréchiga-Ceballos, N., Tordo, N., Marianneau, P., Aguilar Setién, A. 2013. Experimental infection of *Artibeus intermedius* bats with serotype 2 dengue virus. *Comparative Inmunology, Microbiology and Infectious Diseases* 36: 193-198.

Platt, K .B., Mangiafico, J., Rocha, O., Zaldivar, M. E., Mora, J., Trueba, G., Rowley, W. 2000. Detection of dengue virus neutralizing antibodies in bats from Costa Rica and Ecuador. *Journal of Medical Entomology* 37: 965-967.

Robles-Fernández, A. L., Santiago-Alarcón, D., Lira-Noriega, A. 2020. American mammals susceptibility to dengue according to geographical, environmental, and phylogenetic distances. *BioRxiv* doi:10.1101/2020.09.09.290031

Salomón, T., Mallewa, M. 2001. Dengue and other emergin flaviviruses. *Journal of Infection* 42: 104-115.

Schountz, T. 2014. Immunology of bats and their viruses: challenges and opportunities. *Viruses* 6: 4880-4901.

Secretaría de Salud. 2019. *Panorama epidemiológico de Dengue 2019.* Semana Epidemiológica 52. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/524262/Pano_dengue_52_2019.pdf. Consultado el 30 de noviembre de 2019

Sotomayor-Bonilla, J., García-Juárez, O., Cigarroa-Toledo, N., Cetina-Trejo, R., Espinosa-García, A., Sarmiento-Silva, R., Machaim-Williams, C., Santiago-Alarcón, D. 2018. Survey of mosquito-borne flaviviruses in the Cuitzmala river basin, México: do they circulate in rodents and bats? *Tropical Medicine and Healh* 46(35).

Sotomayor-Bonilla, J., Chaves, A., Rico-Chávez, O., Rostal, M. K., Ojeda-Flores, R., Salas-Rojas, M., Aguilar-Setién, A., Ibáñez-Bernal, S.,

Barbachano-Guerrero, A., Gutiérrez-Espeleta, G., Aguilar-Faisal, L., Alonso-Aguirre, A., Daszak, P., Suzán, G. 2014. Dengue virus in bats from southeastern México. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 91: 129-131.

Thoisy, B., Lacoste, V., Germain, A., Muñoz-Jordán, J., Colón, C., Mauffrey, J. F., Delaval, M., Catzeflis, F., Kasanji, M., Matheus, S., Dussart, P., Morvan, J., Aguilar-Setién, A., Deparis, J., Lavergne, A. 2009. Dengue infection in neotropical forest mammals. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 9: 157-169.

Vicente-Santos, A., Moreira-Soto, A., Soto-Garita, C., Chaverri, L.G., Chaves, A., Drexler, J. F., Morales, J.A., Alfaro-Alarcón, A., Rodríguez-Herrera, B., Corrales-Aguilar, E. 2017. Neotropical bats that co-habit with humans end hosts for dengue virus. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 11: e0005537.

Weaver, S.C., Vasilakis, N. 2009. Molecular evolution of dengue viruses: contributions of phylogenetics to understanding the history and epidemiology of the preeminent arboviral disease. *Infection, Genetics and Evolution* 9: 523-540.

Zhou, P., Yang, X., Wang, X., Hul, B., Zhang, L., Zhang, W., Si, H., Zhu, Y., Li, b., Huang, C., Chen, H., Chen, J., Lou,.Y., Guo, H., Jiang, R., Liu, M., Chen, Y., Shen, X., Wang, X., Zheng, X., Zhao, K., Chen, Q., Deng, F., Liu, L., Yan, B., Zhan, F., Wang, Y., Xiao, G., Shi Z. 2020. A pneumonia outbreak associated with a new coronavirus of probable bat origin. *Nature* 579: 270-273.

Capítulo 10

Síntesis y caracterización de microcápsulas de extracto de árnica mexicana (*Heterotheca inuloides* Cass.) con colágeno/PVP/PVA/CMC/Tween

Romario Alberto Díaz Torres[1*], Virginia Francisca Marañón Ruiz[1], Joel de Jesús Barba Franco[1] y Daniel Sánchez Carbajal[2]

Resumen

En la actualidad se generan una variedad de nuevos fitofármacos y métodos terapéuticos. Sin embargo, existe el problema de la elaboración de métodos de encapsulación para generar vehículos que sean compatibles con el compuesto activo y que provean un efecto sinérgico estable. *Heterotheca inuloides* (árnica mexicana) es una planta que se utiliza en la medicina tradicional cuyos efectos y principios activos se han estudiado. No hay reportes del empleo de *H. inuloides* como ingrediente activo dentro de una microcápsula. Atendiendo a ello, el objetivo de este trabajo fue sintetizar microcápsulas del extracto de *Heterotheca inuloides* mediante el método de coacervación. En este trabajo se emplearon como materiales encapsulantes al colágeno

[1] Departamento de Ciencias de la Tierra y la Vida, Centro Universitario de los Lagos, Universidad de Guadalajara, Lagos de Moreno, Jalisco, México

[2] Unidad sistémica, Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México

[*]Autor para correspondencia: romario.diaz0984@alumnos.udg.mx

hidrolizado, la polivinilpirrolidona (PVP), el polivinilalcohol (PVA), la carboximetilcelulosa (CMC) y al Tween 80. Las propiedades del colágeno hidrolizado son similares a las de *H. inuloides* respecto a la recuperación de tejido dérmico. La polivinilpirrolidona y el polivinilalcohol fueron utilizados para favorecer la formación de la microcápsula y retener al colágeno en una red formada por sus fibras, la carboximetilcelulosa fue elegida por su facilidad para formar andamiajes y formar la fase oleosa de la microcápsula; en tanto que el Tween 80 se escogió como agente surfactante para formar una microcápsula de triple capa. Mediante esta metodología se obtuvo un nanoencapsulado de extracto de *H. inuloides* de doble "core-shell" empleando la técnica de triple emulsión y la mezcla encapsulante (colágeno/PVP/PVA/CMC/Tween). Las cápsulas generadas resultaron con un tamaño de 140 nm y fueron caracterizadas mediante espectroscopia infrarroja por transformada de Fourier (FTIR) y microscopía de fuerza atómica (AFM).

Palabras clave: coacervación, estabilidad, entrecruzamiento, árnica.

Introducción

La encapsulación se puede definir como una técnica por la cual gotas líquidas, partículas sólidas o gaseosas son cubiertas con una película polimérica porosa conteniendo una sustancia farmacológica activa (Araneda y Valenzuela, 2009). Existen diversos tipos de partículas poliméricas empleadas en la administración de medicamentos. En función de su tamaño se pueden clasificar en micro- y nanopartículas. Las micropartículas son partículas poliméricas esféricas con tamaños que oscilan desde 1 hasta 250 µm (idealmente diámetros < 125 µm). Dentro de este grupo se incluyen a las microcápsulas que son sistemas vesiculares en los que el fármaco está confinado en una cavidad rodeada de una única membrana polimérica; y a las microesferas que son sistemas matrices en los que el fármaco está disperso en la partícula (Rollot *et al.*, 1986). Entre las aplicaciones prácticas de la microencapsulación se destaca la industria farmacéutica, médica, textil,

alimentaria y la de plásticos (Dutta *et al*., 2009). Desde 1980 se comenzaron a usar sustancias naturales como proteínas (colágeno, gelatina) y polisacáridos (agar, alginato cálcico, carragenano) para encapsular fármacos, los cuales mostraron buena biocompatibilidad y una rápida incorporación de los principios activos en los sistemas biológicos (Calero *et al*., 2008).

Técnicas y materiales para encapsular

La coacervación (figura 1) es un método físico-químico que se basa en la separación de fases, consiste en tres pasos: a) formación de un sistema de tres fases químicamente inmiscibles, un material de cobertura o de pared conocido como "shell", un material a recubrir conocido como "core" en el cual se encuentra el compuesto activo y una fase líquida o fase continua que funciona como core o shell; b) deposición del material polimérico líquido que formará la cubierta sobre el material a cubrir y c) solidificación de la cubierta o coraza. Con estas técnicas se obtienen microcápsulas esféricas de hasta de 4 µm con una carga de material activo de alrededor del 90% y una buena protección contra las pérdidas por volatilización y contra la oxidación (Villena *et al*., 2009).

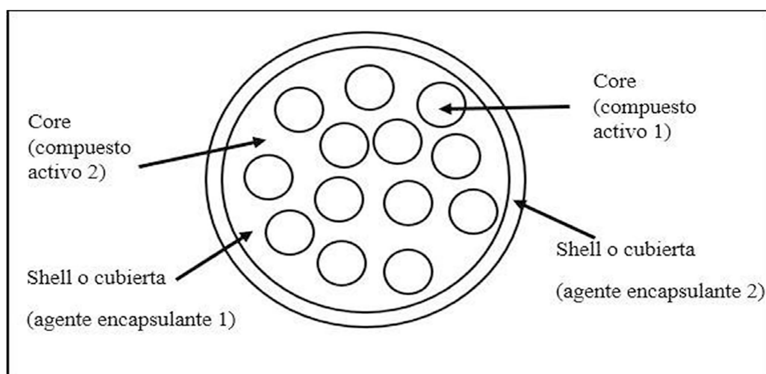


Figura 1. Estructura de una microcápsula de triple emulsión, compuesta de un sistema doble core shell en la que se realiza la emulsión de tres fases distintas, dos acuosas separadas por una fase oleosa. La fase oleosa funciona como cubierta (shell) y matriz (core) de la cápsula, la fase acuosa interna como matriz y la fase acuosa externa como cubierta.

Agentes encapsulantes

Los agentes encapsulantes se clasifican en: a) materiales inorgánicos (Bradi y Xendis, 2005); b) proteínas (Shandi y Han, 1993); c) grasas (Gines, 2008); d) carbohidratos (Madene *et al.*, 2006); y e) polímeros (Sáez *et al.*, 2007). Entre los polímeros que han sido empleados y descritos para procesos de encapsulación se encuentran la polivinil pirrolidona (PVP), carboximetil celulosa (CMC) y el polivinil alcohol (PVA) (Behera y Ram, 2014; Turino *et al.*, 2014; Kumar y Siril, 2017; Ching-Hwa *et al.*, 2018).

El interés por el PVP como agente de recubrimiento, reducción y nucleación se debe a su no toxicidad, rápida biodegradación, fácil procesamiento, habilidad para formar películas y solubilidad en distintos disolventes polares (Behera y Ram, 2014). El PVP se ha empleado en la medicina por su capacidad para formar complejos con distintos compuestos orgánicos, generar un incremento en la función del compuesto activo y una mayor estabilidad de este, en varias ocasiones incluso cambia el tiempo de reacción del compuesto (Kish y Sokolova, 1982). El PVP tiene un oxígeno electronegativo y grupos químicos de amidas terciarias, que lo hacen un excelente aceptor de protones e ideal por su sinergia con el PVA (Teodorescu *et al.*, 2018). El PVA es el emulsionante más utilizado en técnicas de encapsulación de emulsión sencilla y doble para la síntesis de microesferas en la formulación de medicamentos oftálmicos y tópicos (Turino *et al.*, 2014, Kumar y Siril, 2017), es un excelente agente enlazante y un polímero muy soluble en agua con gran actividad interfacial y biodegradabilidad, exhibe las características del plástico y el caucho debido a sus grupos funcionales hidrofílicos e hidrofóbicos, dando origen a materiales fibrosos y no fibrosos (Hou y Wang, 2017). El PVA se ha empleado con el *Aloe vera* para tener un mayor efecto curativo (Park y Nho, 2004).

La carboximetilcelulosa (CMC) es un polisacárido derivado de la celulosa soluble en agua, ha sido evaluada como andamiaje dada su biocompatibilidad y su disponibilidad con alto grado de pureza a un

bajo costo. Actualmente los geles reticulados de CMC han mostrado dar soporte a la viabilidad celular y al montaje de la matriz extracelular (Reza y Nicoll, 2010, Gupta y Nicoll, 2014).

En el proceso de encapsulación se emplean surfactantes para lograr la formación de emulsiones necesarias durante la encapsulación, entre ellos el Tween 80, un tensoactivo no iónico, soluble en agua, barato, biocompatible y fácil de usar en múltiples medicamentos y seguro para el uso humano (Wu *et al*., 2016).

El colágeno está constituido por moléculas de tropocolágeno, es un agente encapsulante empleado en medicina para reparar daños o traumas químico-mecánicos en piel o mucosas, debido a su biocompatibilidad y capacidad para promover la cicatrización de heridas (Quek *et al*., 2004, Lee *et al*., 2012, Ding *et al*., 2014, Ho *et al*., 2015).

Heterotheca inuloides Cass (Compositae/Asteraceae)

Heterotheca inuloides comúnmente conocida como árnica mexicana, es una hierba que crece en las regiones más frías y templadas de México, es común en los estados de Colima, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luís Potosí, Tlaxcala y Veracruz (Villaseñor y Espinosa, 1998). La flor de *H. inuloides* (figura 2) es empleada para el tratamiento tópico de contusiones, hematomas y tratamiento postoperatorio de la tromboflebitis; también es utilizada para tratar heridas de la piel por sus propiedades antimicrobianas, antiinflamatorias y analgésicas (cuadro 1), presenta efectos citotóxicos sobre líneas celulares tumorales. Además, es un antioxidante *in vitro* debido a su actividad inhibitoria sobre la lipoperoxidación en las microsomas hepáticas, mitocondrias y glóbulos rojos (Coballase *et al*., 2010).

H. inuloides es usada principalmente como un agente de efecto curativo en tejido dérmico, sin embargo, no hay reportes de su empleo como compuesto activo en microcápsulas. Las industrias farmacéuticas buscan alternativas para microencapsular medicamentos en un vehículo de rápida degradación, biocompatibilidad y disponibilidad

(Pastor y Mormontoy, 2013). Sin embargo, no se considera emplear un agente encapsulante con efectos parecidos a los del fármaco, para generar sinergia y con ello lograr un mayor efecto curativo y una reducción en los tiempos de recuperación.

Se propuso la síntesis y caracterización de una nanocápsula que potencialice el efecto del extracto de *H. inuloides*. Para ello, se emplearon compuestos encapsulantes que generan la estabilidad necesaria y un efecto sinérgico que aumenta las propiedades de los compuestos activos vegetales. Se empleó la mezcla de PVP, PVA, CMC y colágeno hidrolizado para generar un complejo coacervado de encapsulación, con un andamiaje formado por el CMC y el entrecruzamiento por el colágeno.



Figura 2. **Árnica mexicana:** a) planta y b) inflorescencia (Tomado de Rodríguez *et al*., 2017).

Cuadro 1. Estudios más representativos de *Heterotheca Inuloides* Cass

Estudio	Resultado
Flavonoides inhibidores de tirosinasa de la *Heterotheca inuloides* y su función estructural (Kubo *et al*., 1994).	El flavonoide quercetina inhibió la acción oxidante de L-3,4 dihidroxifenilalanina por la enzima tirosinasa de hongos.
Heterotheca inuloides: efecto antiinflamatorio y analgésico (Gene *et al*., 1997).	El extracto de *H. inuloides* redujo la constricción abdominal en los ratones y tuvo un efecto analgésico al aplicarlo en las úlceras que se provocaron en el roedor.
Actividad antioxidante de los metabolitos y extractos de *Heterotheca inuloides* (Coballase *et al*., 2010).	Los sequiterpenos y flavonoides de *H. inuloides* inhibieron la oxidación provocada por el radical difenil-p-picrilhidrazilo.
Efectos mutagénicos y anti mutagénicos de *Heterotheca inuloides* (Ruiz *et al*., 2014).	Los extractos acetónicos de *H. inuloides* presentan mayor actividad en pruebas de genotoxicidad
Metabolitos anti-*Helicobacter pylori* de *Heterotheca inuloides* (Egas *et al*., 2018).	Los sesquiterpenos 7-hidroxi-3,4-dihidrocadaleno y el 7-hidroxi-cadaleno contrarrestaron el crecimiento de la bacteria *Helicobacter pylori.*

Métodos

Extracción de metabolitos secundarios de H. inuloides. Se preparó una maceración de 4 g de la planta seca (flor, hoja y tallo) de *H. inuloides* en 200 mL de agua:etanol v:v (1:1), empleando etanol (Jalmek) y agua destilada (Jalmek), posteriormente se aisló de la luz y se puso en agitación en agitador orbital OVAN®, modelo OM10 E durante 15 días.

Caracterización espectroscópica. La determinación de grupos funcionales de los metabolitos en extractos y nanocápsulas se realizó mediante espectroscopia FT-IR usando el equipo FT-IR ATR marca Perkin Elmer®, modelo Frontier. Se determinó los modos de vibración de los grupos funcionales de los metabolitos de *H. inuloides* y la nanocápsula.

Caracterización morfológica. Para la determinación del tamaño y morfología de la nanocápsula se utilizó un microscopio fuerza atómica (AFM) de Nanosurf®, modelo easyscan 2, el cual también se midió la rugosidad de línea en nm.

Coacervación. Se elaboró un sistema de doble core-shell (*A/O/A*), el procedimiento tuvo como base el trabajo de tesis de licenciatura titulado *Manufactura y evaluación de insulina nanoencapsulada*, de López y Orozco (2012). La formación del encapsulado se realizó mediante la combinación de 3 fases inmiscibles, empleando una Fase Acuosa Externa (*FAE*), Fase Oleosa (*FO*) y Fase Acuosa interna (*FAI*).

1. *FAE*. Se realizó una solución de 4 g de PVA de WT 30 000-70 000, (Sigma-Aldrich®) en 200 mL de agua destilada, 2 g de PVP de WT 360 000 (Sigma-Aldrich®) en 100 mL de agua destilada (Jalmek®) y 2 g de colágeno hidrolizado Gelita ® en 100 mL de agua destilada (Jalmek®) en una relación v:v:v de 2:1:1.
2. *FO*. Se preparó una solución de 300 mg de CMC de WT 90 000 (Sigma-Aldrich), en 10 mL de agua destilada (Jalmek®), posteriormente se le agregaron 4 mL de isopropanol (Jalmek®) seguido de 6 mL de etanol (Jalmek®), posteriormente se agregaron 20 mL de cloruro de metilo (Jalmek®) y finalmente se añadió 1 mL de glutaraldehído (J. T. BAKER®) al 25%.
3. *FAI*. Se hizo una solución de 3 mL Tween 80 (HYCEL®) en 100 mL de agua destilada (Jalmek®), después se añadieron 5 ml de extracto de árnica.
4. *Emulsión*. Se hizo una mezcla de 2 mL de la solución de *FAI* en 10 mL de la solución *FO*, posteriormente se agregaron 20 mL de cloruro de metilo (Jalmek®), se sometió a esta primera emulsión a baño ultrasónico BRANSON®, modelo 200 durante 4 min, se homogeneizó la muestra empleando un homogeneizador de laboratorio WiseStir®, modelo HS-50A durante 4 min a 1 500 rpm. Se añadió la primera emulsión a 100 mL de la solución *FAE*, esta triple emulsión fue homogeneizada usando un homogeneizador de laboratorio WiseStir®, modelo HS-50A durante 4 min a 1 500 rpm, posterior a esto se colocaron las na-

nocápsulas en congelación y después se realizó el proceso de liofilización empleando la liofilizadora Telstar®, modelo LyoQuest durante 48 horas de los complejos encapsulados

5. *Caracterización.* Los complejos encapsulados fueron caracterizados mediante espectroscopía FT-IR en ATR para identificar las vibraciones características de los componentes de la cápsula y mediante microscopía de fuerza atómica (AFM) para identificar la morfología, tamaño y distribución de ésta.

Resultados y discusión

Espectro FT- IR ATR del extracto de metabolitos secundarios de H. inuloides y su encapsulado

Se realizó la medición del espectro FT-IR del extracto y las nanocápsulas tal y como se muestra en la figura 3. En el cuadro 2 se resume el comparativo de los modos de vibración de los grupos funcionales característicos de los polímeros empleados, así como de los grupos funcionales de los metabolitos de *H. inuloides* mediante el número de onda $\boldsymbol{\nu}^{-1}$. En la figura 3 se observa el incremento en el ensanchamiento del pico que va desde 3254 cm^{-1} hasta 3 274 cm^{-1} que corresponde a los grupos hidroxilo (O-H t) y amida (N-H t) en el complejo encapsulado debido a la interacción que hay en la capa externa del encapsulado entre los grupos hidroxilo del PVA (Sudhamani *et al.*, 2003) y el grupo amida presentes en el colágeno hidrolizado (Pourjavadi y Kurdtabar, 2007). Comparando el extracto de *H. inuloides* con el encapsulado se aprecia en 2 125 cm^{-1} la aparición de una señal ancha de intensidad muy débil que corresponde a los modos de vibración de los sistemas aromáticos que contiene el colágeno hidrolizado, las señales características de los metabolitos del extracto que corresponden a los modos de vibración al carbonilo (C=O) a 1 595 cm^{-1} que puede pertenecer a ésteres o lactonas, alquenos (C=C) a 1 392 cm^{-1} y 1 263 cm^{-1}, y éteres (C-O) a 1 120 cm^{-1} o alcoholes (C-OH) a 1 061 cm^{-1} para alcoholes primarios (C-OH) tanto para PVA, CMC y colágeno (Sudhamani *et al.*, 2003; Mansur *et al.*, 2004; Pourjavadi y Kurdtabar, 2007; Hema *et*

al., 2009; Reyes-Melo *et al*., 2011; Rodríguez *et al*., 2011; Vargas-Muñoz y Kurozawa, 2020). Para el caso de carbonilos (C=O) de ácidos carboxílicos de CMC y colágeno, aparecieron las señales en 1 263 cm^{-1}, en 1 392 cm^{-1} que se asignaron para carbonilo de éster y por último se asignó a 1 643 cm^{-1} para el carbonilo de amida el cual se coteja para el enlace (C-N) a 1 276 cm^{-1} estos valores corresponden a modos de vibración de las amidas en el colágeno, PVP y CMC (Wang *et* al., 2005; Pourjavadi y Kurdtabar, 2007; Liu *et al*., 2010; Reyes-Melo *et al*., 2011; Rodríguez *et al*., 2011; Vargas-Muñoz y Kurozawa, 2020). Aunado a la diversidad de sesquiterpenos que contiene el extracto de *H. inuloides*. Por último, en la región de 1 000-450 cm^{-1} se puede apreciar que las señales en el extracto son diferentes al del encapsulado, ya que los polímeros del encapsulado generan un ensanchamiento en la señal en esa zona.

Caracterización de las nanocápsulas AFM

En la figura 4 se muestra la microfotografía de AFM en donde se puede apreciar la dispersión homogénea que hay en el medio, las cuales poseen un tamaño aproximado entre los 120 a 389 nm. El empleo de Tween 80 al parecer favoreció exponencialmente la formación esférica de las nanocápsulas y permitió el cierre de la FAI de manera hermética debido a la estructura conformacional curva que posee (Takkeerappa *et al*., 2015). Además, la presencia del Tween 80 permitió una mejor interacción entre la FO y la FA interna debido a las interacciones de fuerzas de Van der Waals que se dieron en la primera emulsión para atrapar los metabolitos secundarios de *H. inuloides*. La presencia del Tween 80 redujo la opsonización de la nanocápsula, permitiendo que esta pueda circular durante más tiempo en un sistema *in vivo*, sin embargo, la concentración que se emplee influirá en la liberación del fármaco, ya que mayor concentración de Tween 80 en el núcleo, aumentará la viscosidad no Newtoniana (Couvreur *et al*., 2002; Jäger *et al*., 2009).

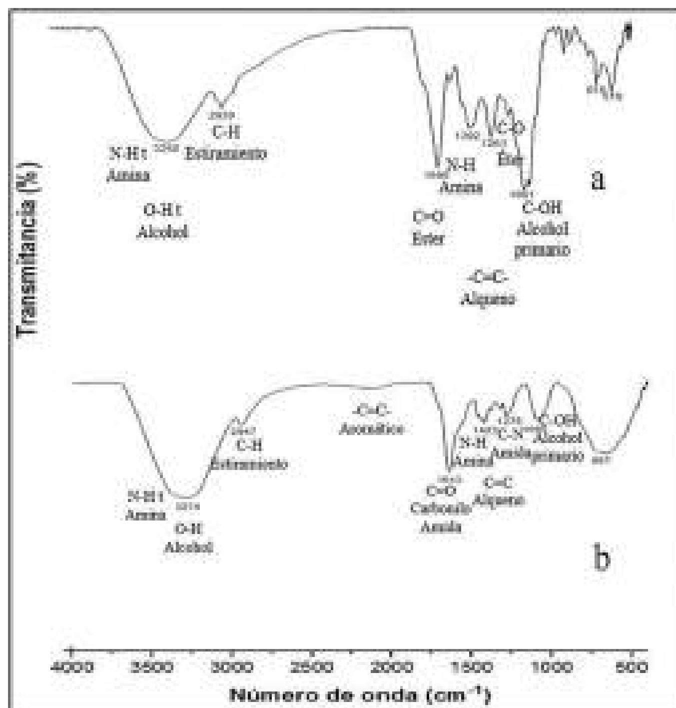


Figura 3. Espectro de FT IR ATR del extracto a) y del nanoencapsulado b) de *Heterotheca inuloides* Cass., donde se observan los modos de vibración característicos de los enlaces de los grupos funcionales de los metabolitos secundarios y de la matriz polimérica.

Cuadro 2. Parámetros espectrales de FT IR ATR del extracto de *Hetheroteca inuloides* **Cass. y las nanoencapsulas y extracto** *Heterotheca inuloides* **Cass**

Grupo funcional Enlace	Número de onda cm^{-1}	
	Extracto	Nanocápsulas muestra 13X
Amina: N-H t	3400 y 1560	3400 y 1560
Alcohol: O-H t	3256	3274
Estiramiento: C-H	v_{st} a v_{m} 2930	v_{st} a v_{m} 2947
Aromático de colágeno: -C=C-	-	2125
Carbonilo Amida: C=O	-	1643

Grupo funcional Enlace	Número de onda cm⁻¹	
	Extracto	Nanocápsulas muestra 13X
Carbonilo ésteres o lactonas: C=O	1595	-
Alqueno: C=C	1392 y 1263	1392 y 1263
Amida: C-N	-	1276
Éter: C-O	1120	-
Alcohol primario: C-OH	1061	1061

ν_{st} Modo de vibración fuerte, ν_{w} modo de vibración débil, ν_{m} modo de vibración medio.

La distribución del tamaño de las nanocápsulas del extracto de *H. inuloides* se muestra en el gráfico de la figura 5, en donde se aprecia que al realizar el conteo de las nanocápsulas se encontró que el 85% de cápsulas formadas midió 140 nm. Dado que el tamaño de la nanocápsula es menor a una micra le permitiría ser recubierta por un anticuerpo en la superficie y ser empleada a través del torrente sanguíneo para actuar de manera específica en el sitio diana (Couvreur *et al*., 2002; Kothamasu *et al*., 2012). Además, el tamaño les permitiría que sean aplicadas en apósitos nanocapsulares, los cuales se colocan en heridas expuestas y se activan automáticamente liberando el compuesto activo sobre la herida permitiendo su curación, las nanocápsulas con un tamaño menor a 150 nm pueden ser absorbidas por el hígado y los riñones para actuar de manera específica en tumores o heridas que se encuentren presentes en esos órganos, sin embargo, las nanocápsulas que miden desde 100 hasta 150 nm no se desprenden fácilmente de órganos como los riñones, pulmones y corazón en su recorrido a través de los capilares del torrente sanguíneo permitiendo que la nanocápsula pueda ser aplicada durante un tiempo prolongado, o pueden ser fagocitados en caso de ser requerida su absorción (Blasi, *et al*., 2007; Kothamasu *et al*., 2012; Kraft *et al*., 2014; Bahari y Hamishehkar, 2016). La presencia del polímero en la encapsulación no influirá en su efecto terapéutico (Barrat *et al*., 1994).

El rango de polidispersión de acuerdo con la variación de tamaños entre nanocápsulas formadas por polímeros indica que una proporción adecuada para realizar pruebas con ellas debe tener un tamaño promedio mayor al 70% (Clarke, 2013), en este proyecto se obtuvo un tamaño promedio de 80%, por lo que resultan idóneas para continuar con las pruebas biológicas.

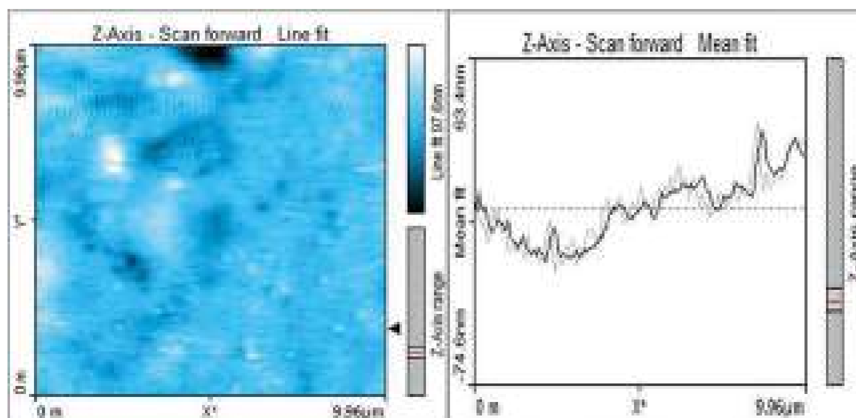


Figura 4. Microfotografía en AFM de nanoencapsulados de *Heterotheca inuloides* Cass., en la que se observa la lectura que hay sobre la superficie del encapsulado obteniendo así su morfología.



Figura 5. Gráfico de la dispersión de las nanocápsulas de *Heterotheca inuloides*

Conclusiones

Se sintetizó y caracterizó la microencapsulación de doble "core shell" que extracto de *Heterotheca inuloides* y colágeno/PVP/PVA/CMC/Tween80/ mediante la técnica de triple emulsión con la que se obtuvieron cápsulas con un promedio de tamaño de 140 nm.

La formación de las nanocápsulas se favoreció con la estabilidad de la primera emulsión, que se logró con la parte polar del Tween 80 mediante puentes de hidrógeno con los grupos funcionales de las moléculas del extracto y del colágeno.

Los nanoencapsulados de extracto de *H. inuloides* elaborados en el presente trabajo serán evaluados para medir su efectividad *in vitro* e *in vivo* ya que poseen una distribución mayor al 70% con un tamaño ideal de 140 nm para su empleo en tejido dérmico a través de apósitos nanocapsulares o insertados a través del torrente sanguíneo.

Agradecimiento

Para el desarrollo de este Proyecto se agradece al fondo PRO-SNI UDG 2016, PRO-SNI UDG 2017 y PRO-SNI UDG 2018 otorgado por la Universidad de Guadalajara.

Referencias documentales

Araneda, C., Valenzuela, F. 2009. Microencapsulación de extractantes: una metodología alternativa de extracción de metales. *Ciencia ahora* (22): 9-19.

Bahari, L.A., Hamishehkar, H. 2016. The impact of variables on particle size of solid lipid nanoparticles and nanostructured lipid carriers: a comparative literature review. *Advanced Pharmaceutical Bulletin* (6): 143-151.

Barrat, G., Puisieux, F., Yu, W. P., Foucher, C., Fessi, H., Devissaguet, J. P. 1994. Anti-metastatic activity of MDP-L-alanyl-cholesterol incorporated into various types of nanocapsules. *International Journal of Immunopharmacology* (16): 457-461.

Bradi, H., Xendis, A. 2005. Remediation techniques. *Interface Science and Technology* (6): 165-261.

Behera, M., Ram, S. 2014. Inquiring the mechanism of Formation, encapsulation, and stabilization of gold nanoparticles by poly (vinylpirrolidone) molecules in 1-butanol. *Applied nanoscience* (4): 247-254.

Blasi, P., Giovagnoli, S., Schoubben, A., Ricci, M., Rossi, C. 2007. Solid lipid nanoparticles for targeted brain drug delivery. *Advanced drug delivery reviews* (59): 454-477.

Calero, J., Sánchez, Y., Torrez, R., Hernann, E., López, K. 2008. Elaboración y caracterización de microcápsulas gastrorresistentes de diclofenac obtenidas por gelificación iónica. *Universitas* (1): 27-30.

Ching-Hwa, L., Lackshmi, P., Srinivasa, R. 2018. Optimization studies for encapsulation and controlled release of curcumin drug using ZN crosslinked alginate and carboxymethylcellulose blend. *Journal of Polymer Research* (26): 1-17.

Clarke, S. 2013. Development of hierarchical magnetic nanocomposite materials for biomedical applications. Tesis de doctorado. University, Northside. Dublin.

Coballase, E., Pedraza, J., Camacho, R., Cárdenas, N., Huerta, B., Medina, O. N., Mendoza, M., Delgado, G., Espinosa, J. J. 2010. Antioxidant activity of *Heterotheca inuloides* extracts and of some of its metabolites. *Toxicology* (276): 41-48.

Couvreur, P., Barratt, G., Fattal, E., Legrand, P., Vauthier, C. 2002. Nanocapsule technology: a review. *Critical Reviews in Therapeutic Drug Carrier Systems* (19): 99-134.

Ding, L., Li, X., Sum, H., Su, J., Lin, N., Peault, B., Song, T., Yang, J., Dai, J., Hu, Y. 2014. Transplantation of bone marrow mesenchymal stem cells on collagen scaffolds for the functional regeneration of injured rat uterus. *Biomaterials* (35): 4888-4900.

Dutta, P., Tripathi, S., Mazzuti, G., Dutta, J. 2009. Review: perspectives for chitosan based antimicrobial films in food applications. *Journal Food Chemistry* (11): 1173-1182.

Egas, V., Salazar-Cervantes, G., Romero, I., Méndez-Cuesta C. A., Rodríguez-Chávez, J. L., Delgado, G. 2018. Anti-*Helicobacter pylori* metabolites from *Heterotheca inuloides* (Mexican arnica). *Fitoterapia* (127): 314-321.

Gene, R., Segura, L., Adzet, T., Marin, E., Iglesias, J. 1997. *Heterotheca inuloides*: Anti-inflammatory and analgesic effect. *Journal of Ethnopharmacology* (60): 157-162.

Gines, L. 2008. Diseño de formas farmacéuticas líquidas de liberación modificada para el tratamiento del dolor. Tesis doctoral. Universidad de Granada, Granada, España.

Gupta, M., Nicoll, S. 2014. Functional nucleus pulposus-like matrix assembly by human mesenchymal stromal cells is detected by macromere concentration in photocrosslinked carboxymethylcellulose hydrogels. *Cell and Tissue Research* (358): 527-539.

Hema, M., Selvasekarapandian, S., Arunkumar, D., Sakunthala, A., Nithya, H. 2009. FTIR, XRD and ac impedance spectroscopic study on PVA based polymer electrolyte doped with NH_4X (X= Cl, Br, I). *Journal of Non-Crystalline Solids* (355): 84-90.

Ho, F., Zhang, W., Li, Y., Chan, B. 2015. Mechanoresponsive, omni-directional and local matrix-degrading actin protrusions in human mesenchymal stem cells microencapsulated in a 3D collagen matrix. *Biomaterials* (53): 392-405.

Hou, Q., Wang, X. 2017. The effect of PVA foaming characteristics on foam forming. *Cellulose* (24): 4939-4948.

Jäger, E., Venturini, C. G., Poletto, F. S., Colomé, L.M., Pohlman, J. P. U., Bernardi, A., Battastini, A., Guterres, S. S., Pohlman, A. R. 2009. Sustained release from lipidcore nanocapsules by varying the core viscosity and the particle surface area. *Journal of Biomedical Nanotechnology* (5): 130-140.

Kish, Y., Sokolova, L. 1982. Polyvinylpyrrolidones and medicinal compositions based on them. Methods of preparation (review). *Methods of synthesis and Technology of drug production* (17): 430-439.

Kothamasu, P., Kanumur, H., Ravur, N., Maddu, C., Parasuramrajam, R., Thangavel S. 2012. Nanocapsules: the weapons for novel drug delivery dystems. *BioImpacts* (2): 71-81.

Kraft, J. C., Freeling, J. P., Wang, Z., Ho, R. J. 2014. Emerging research and clinical development trends of liposome and lipid nanoparticle drug delivery systems.
Journal of Pharmaceutical Sciences (103): 29–52.

Kubo, I., Kinst-Hori, I., Ishiguro, K., Chaudhuri, S.K., Sanchez, Y., Ogura, T. 1994. Tyrosinase inhibitory flavonoids from *Heterotheca inuloides* and their structural functions. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters* (4): 1443-1446.

Kumar, R., Siril, P. 2017. Enhancing the solubility of fenofibrate by nanocrystal formation and encapsulation. *AAPS PharmSciTech* (1): 284-292

Lee, B., Hwang, J., Choi, Y., Wong, S., Hwang, Y., Lee, D., Lee, S. 2012. *In situ* formation and collagen-alginate composite encapsulation of pancreatic islet spheroids. *Biomaterials* (33): 837-845.

Liu, H., Hou, P., Zhang, W., Wu, J. 2010. Synthesis of monosized core-shell Fe_3O_4/Au multifunctional nanoparticles by PVP-assisted nanoemulsion process. *Colloids and Surfaces A: Physicochemical and Engineering Aspects* (356): 21-27.

López, B., Orozco, B. 2012. Diseño, manufactura y evaluación de insulina nanoencapsulada. Tesis de licenciatura. Universidad de Guadalajara. Lagos de Moreno.

Madene, A., Scher, J., Desobry, S. 2006. Flavour encapsulation and controlled release - a review. *International Journal of Food Science and Technology* (4): 1-21.

Mansur, H. S., Oréfice, R. L., Mansur, A. A. P., 2004. Characterization of poly(vinyl alcohol)/poly(ethylene glycol) hydrogels and PVA-derived hybrids by small-angle X-ray scattering and FTIR spectroscopy. *Polymer* (45): 7193-7202.

Park, K., Nho, Y. 2004. Preparation and characterization by radiation of hydrogels of PVA and PVP containing *Aloe vera*. *Journal of Applied Polymer Science* (91): 1612–1618.

Pastor, E. W., Mormontoy, C. 2013. Elaboración y caracterización de diclofenaco sódico microencapsulado en microesferas biodegradables de ácido PoliLáctico-Co-Glicólico para uso parenteral y su efecto sobre edema plantar inducido por carragenina en ratas. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional de San Antonio de Abad del Cusco. Cusco.

Pourjavadi, A., Kurdtabar, M. 2007. Collagen-based highly porous hydrogel without any porogen: Synthesis and characteristics. *European Polymer Journal* (43): 877-889.

Quek, C., Li, J., Sun, T., Chan, M., Mao, H., Gan, L., Leong, K., Yu, H. 2004. Photo-crosslinkable microcapsules formed by polyelectrolyte copolymer and modified collagen for rat hepatocyte encapsulation. *Biomaterials* (25): 3531-3540.

Reyes-Melo, M. E., Gonzáles-Gonzales, V. A., Luna-Martínez, J. F. 2011. Uso de carboximetilcelulosa como matriz polimérica en la síntesis de nuevos materiales híbridos. *CIENCIA UANL.* (4): 459-465.

Reza, A., Nicoll, S. 2010. Characterization of novel photocrosslinked carboxymethylcellulose hydrogels for encapsulation of nucleus pulposus cells. *Acta Biomaterialia* (6): 179-186.

Rodríguez-Chávez, J. L., Egas, V., Linares, E., Bye, R., Hernández, T., Espinosa-García, F .J., Delgado, G. 2017. Mexican arnica (*Heterotheca inuloides* Cass. Asteraceae: Astereae): Ethnomedical uses, chemical constituents and biological properties. *Journal of Ethnopharmacology* (195): 39-63.

Rodríguez, E., Jiménez, G., Contreras, M., Valbuena, A., Colina, M. 2011. Obtención y caracterización de la carboximetilcelulosa a partir del pseudotallo de plátano *Musa Paradisiaca (SP)*. *Revista Iberoamericana de Polímeros* (12): 317-323.

Rollot, J., Couvreur, P., Treupel, F. 1986. Physicochemical and morphological characterization of polyisobutyl cyanoacrylate nanocapsules. *Pharm. Sci.* (75): 361-364.

Ruiz Pérez, N. J., Arriaga-Alba, M., Sánchez-Navarrete, J., Camacho-Carranza, R., Hernández-Ojeda, S., Espinosa-Aguirre, J. J. 2014. Mutagenic and antimutagenic effects of *Heterotheca inuloides*. *Scientific Reports* (4): 1-6.

Sáez, V., Hernández, J., Peniche, C. 2007. Las microesferas como sistemas de liberación controlada de péptidos y proteínas. *Biotecnología aplicada* (24): 98-107.

Shandi, F., Han, X., 1993. Encapsulation of food ingredients. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* (33): 501-547.

Sudhamani, S. R., Prasad, M. S., Udaya-Sankar, K. 2003. DSC and FTIR studies on Gellan and Polyvinyl alcohol (PVA) blend films. *Food Hydrocolloids* (17): 245-250.

Takkeerappa, M., Shivaram, N., Raveendra, M., Basalingappa, S., Marasimha, H. 2015. Thermodynamic parameters and their dependence on temperature in the range 298–353 K for ethoxylated sorbitan ester tween 20, 40, 60 and 80 surfactants. *Journal of surfactants and Detergents* (18): 495-504.

Teodorescu, M., Bercea, M., Morariu, S. 2018. Biomaterials of PVA and PVP in medical and pharmaceutical applications: perspectives and challenges. *Biotechnology Advances* (37): 109-131.

Turino, L., Mariano, R., Boimvaser, S., Luna, J. 2014. In situ formed microparticles of PLGA from O/W emulsions stabilized with PVA: Encapsulation and controlled release of progesterone. *Journal of Pharmaceutical Innovation From R&D to Market* (9): 132-140.

Vargas-Muñoz, D. P., Kurozawa, L. E. 2020. Influence of combined hydrolyzed collagen and maltodextrin as carrier agents in spray drying of cocona pulp. *Brazilian Journal of Food Technology* (23): 1-15.

Villaseñor, R., J., Espinosa G., 1998. Catálogo de malezas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.

Villena, M., Morales, M., Gallardo, L., Ruiz, M. 2009. Técnicas de microencapsulación: una propuesta para microencapsular probióticos. *ARS Pharmaceutica* (50): 43-50.

Wang, H., Qiao, X., Chen, J., Wang, X., Ding, S. 2005. Mechanisms of PVP in the preparation of silver nanoparticles. *Materials Chemistry and Physics* (94): 449-453.

Wu, S., Wang, G., Lu, Z., Li, Y., Zhou, X., Chen, L., Cao, J., Zhang, L. 2016. Effects of glycerol monostearate and Tween 80 on the physical properties and stability of recombined low-fat dairy cream. *Dairy Science & Technology* (96): 377-390.

Capítulo 11

Quimiodiversidad de burseras: un argumento para su conservación

Zuleima Guadalupe Hernández-Rodríguez*, Marisol Castro-Moreno, Alma Rosa González-Esquinca, Fridali García-Islas, Iván de-la-Cruz-Chacón[1]

Resumen

Resumen

Bursera Jacq. Ex L. (Burseraceae Kunth) es un género botánico prácticamente mexicano, ya que 94 de las 120 especies que la constituyen habitan en México, cerca del 90% son endémicas del país. Son plantas conocidas por producir resinas aromáticas y porque de sus tejidos fragantes se obtienen aceites esenciales. Las burseras enriquecen la diversidad vegetal y química de los desiertos y bosques tropicales secos en las que habitan. El objetivo de este capítulo es mostrar la quimiodiversidad de las especies de *Bursera* acompañada de la relevancia de su actividad biológica. Los estudios fitoquímicos durante los últimos 20 años señalan que la caracterización química del género se ha reportado a través de los extractos, resinas y/o acei-

[1] Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal. Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte 1150. Col. Lajas Maciel. C.P. 29035. Tuxtla Gutiérrez, México.
*Autor para correspondencia: zu_ghr13@hotmail.com

tes esenciales y ha recibido atención principalmente por la búsqueda de compuestos bioactivos con potencial farmacológico o agronómico. Este trabajo de revisión encontró que se han reportado alrededor de 270 moléculas responsables del aroma y las propiedades biológicas de las burseras. Los metabolitos más representativos del género son los terpenoides (172 moléculas), derivados de ácidos grasos y lignanos (55 y 34 compuestos respectivamente). Cuarenta burseras se han explorado, de ellas *Bursera graveolens* y *B. simaruba* son las especies más estudiadas y *B. velutina*, *B. submoniliformis*, *B. morelensis* y *B. schlechtendalii* son las que presentan mayor diversidad química. Considerando que las burseras producen numerosas moléculas especializadas con varias propiedades biológicas, conocer su diversidad química aporta un valor agregado para promover su conservación.

Palabras clave: aceites esenciales, Burseraceae, metabolitos secundarios, plantas mexicanas, resinas.

Introducción

Las plantas producen pequeñas, variadas y numerosas moléculas conocidas como metabolitos secundarios o especializados (ME) que le confieren sus olores, sabores, colores y toxicidad. Estas moléculas de bajo peso molecular les permiten interaccionar con su ambiente, ya sea para defenderse de enemigos naturales, atraer organismos benéficos o responder frente a algún estrés abiótico (Wink, 2010; González-Esquinca *et al.*, 2016). Varias de estas moléculas han dado origen a decenas de principios activos medicinales, alimentarios y agrícolas (Wink, 2010) y son uno de los aspectos que le añaden valor agregado a la biodiversidad, ya que permite el aprovechamiento de los recursos naturales. Los metabolitos especializados son diversos en estructura y numerosos en cantidad, esta diversidad química o quimiodiversidad se refleja en el número y proporción de los metabolitos en los tejidos vegetales y es una característica fisiológica de las plantas.

La biosíntesis de ME está íntimamente asociada al genotipo y fenología de la especie, al grado de desarrollo del tejido y a facto-

res ambientales como los cambios estacionales, ello origina una variación espacio-temporal en la proporción relativa de las moléculas que constituyen el perfil químico de la especie (Anaya-Lang, 2003; García-Rodríguez *et al.*, 2012). Estas variaciones son relevantes para el aprovechamiento de principios activos vegetales ya que permite saber cuándo, dónde y qué tejidos recolectar.

Bursera Jacq. ex L (Burseraceae Kunth) es un género botánico químicamente conocido, pero hay pocos trabajos que organicen la información sobre la quimiodiversidad que resguarda (De Carlo *et al.*, 2019). Las burseras son conocidas en México con los nombres comunes de mulatos, copales y cuajiotes, son apreciadas por la fragancia de sus hojas, frutos, cortezas y resinas de sus tallos, principalmente en la perfumería y en forma de incienso en rituales ceremoniales (Montúfar-López, 2007).

Con este capítulo se pretende demostrar el potencial químico biológico que tiene el género *Bursera* y con ello aportar argumentos para su conservación.

Burseras en contexto

Burseraceae (orden Sapindales) es una familia de plantas de 649 especies y 19 géneros (The Plant List, 2013; WFO, 2021). La familia fue descrita originalmente por Sigismund-Kunth en 1824 (Tropicos, 2021) y es conocida por proporcionar el copal (*Bursera* Jacq. Ex L. y *Protium* Burm. F.), el incienso (*Boswellia* Roxb. Ex Colebr.), la mirra (*Commiphora* Jacq.), la resina Elemi (*Canarium* L.), la madera okoumé (*Aucoumea* Pierre) y la pera africana (*Dacryodes* Vahl) (Langenheim, 2003; Daly *et al.*, 2011).

En América se encuentran distribuidos nueve géneros de Burseraceae con alrededor de 240 especies, seis géneros son endémicos del continente, entre ellos *Bursera* (Weeks *et al.*, 2005; Espinosa *et al.*, 2006).

Bursera incluye a alrededor de 120 especies de plantas leñosas (The Plant List, 2013), se distribuye desde los extremos suroeste y sureste de los Estados Unidos hasta el norte de Perú y de Brasil (figura 1), incluyendo las Antillas y las Galápagos (Rzedowski *et al.*, 2004; Espi-

nosa *et al*., 2006). México se considera el centro de mayor diversidad con 94 especies, 81 de ellas endémicas, por lo que es uno de los géneros de plantas mexicanas con mayor proporción de especies endémicas, superando la media nacional (49.8%) de endemismo (Espinosa *et al*., 2006; Villaseñor, 2016). Se ha reportado la presencia de *Bursera* en todos los estados de la República mexicana, con excepción de Tlaxcala (Villaseñor, 2016). Alcanza su mayor riqueza y abundancia en las selvas bajas caducifolias, donde son elementos cuantitativamente dominantes, en este tipo de ecosistema habitan cerca de 84 especies (Rzedowski y Kruse, 1979; Rzedowski *et al*., 2004; Montaño y Espinosa, 2019). Las burseras parecen ser plantas rigurosamente caducifolias, perdiendo sus hojas en la temporada seca del año y en general floreciendo al final de esta (Rzedowski y Kruse, 1979; Hernández-Rodríguez, 2019).

Bursera es bastante conocido taxonómicamente y se ha estudiado desde fines del siglo XIX, junto con sus relaciones filogenéticas (Rzedowski y Kruse, 1979; Becerra *et al*., 2012). Al interior del género se distinguen dos subgéneros (anteriormente secciones), el subgénero *Bursera* (otrora sección *Bursera*) que incluye a las especies conocidas con el nombre de "cuajiotes" y el subgénero *Elaphrium* (antes sección Bullockia) que comprende a las especies conocidas como "copales". Las diferencias más notorias, pero no absolutas son: a) la corteza, que en el subgénero *Bursera* tiende a ser colorida y exfoliante, mientras que en *Elaphrium* generalmente es completa y gris o gris rojiza; b) el número de lóculos en el ovario y de valvas en el fruto (tres en el subgénero *Bursera* y de dos en *Elaphrium*); c) la presencia conspicua de catafilos en *Elaphrium* y ausente o poco llamativa en *Bursera* (McVaugh y Rzedowski, 1965; Rzedowski y Kruse, 1979; Becerra y Venable, 1999; Ramos-Ordoñez *et al*., 2012; Marcotullio *et al*., 2018).

Varios nombres vernáculos que reciben las burseras están asociados a las características anteriormente descritas, de manera que se conoce como "copales" (del náhuatl: *copalli*= resina) a los árboles que exudan resinas aromáticas; y "cuajiotes" (náhuatl: *quáuitl*= árbol; *xiotl*= sarna, árbol con sarna) o papelillos a los árboles que desprenden su corteza, en general, brillantes y de colores vivos, debido a que la capa

externa de su peridermo está sujeto a una renovación y se desgarra constantemente en tiras de material papiráceo (Rzedowski y Kruse, 1979; CONABIO, 2008). Algunos autores señalan que el vocablo copal pudo haber sido empleado también para resinas aromáticas de los géneros *Protium* y *Pinus* (Gigliarelli *et al*., 2015).

Las burseras son árboles y arbustos caducifolios y resinosos, producen moléculas volátiles fragantes principalmente del tipo de los terpenos, que proporcionan a las plantas intensos y variados aromas al estrujarse (Rzedowski *et al*., 2004). Debido a ellas, las resinas de algunas especies son usadas como incienso en México y Centroamérica, (Martínez, 1979).

En México, los copales han sido apreciados desde tiempos prehispánicos por sus resinas aromáticas, el médico y botánico español Francisco Hernández de Toledo en su obra la Historia de las Plantas de Nueva España (1651) documentó e ilustró al menos nueve representantes mexicanos del grupo que se aprovechaban desde esas épocas (figura 2). Varios usos aún permanecen, por ejemplo, la resina de *Bursera bipinnata* es usada por pueblos de origen náhuatl del estado de Guerrero en ceremonias donde su incienso es una ofrenda para los dioses (Montúfar-Lopez, 2016); los lacandones de origen maya de Chiapas queman la resina de *B. excelsa* pues consideran que «los incensarios son los fogones de cocina para dioses y ancestros» (Balsanelli, 2017). La venta de copal de *B. bipinnata* es un recurso monetario importante para muchos campesinos copaleros ya que es el incienso de los altares del día de muertos (Purata, 2008), incluso se comercializa más allá de las áreas donde se produce (CONABIO, 2008).

También son usadas con fines medicinales, en el estado de Morelos la corteza hervida de *B. copallifera* se bebe para tratar golpes internos y aliviar los bronquios (CONABIO, 2008). Los mayas de Yucatán emplean las hojas y frutos de *B. simaruba* para tratar la amigdalitis y el salpullido, los chontales de Tabasco lo usan para controlar la fiebre intestinal y los nahuas de Veracruz lo usan como febrífugo (Vásquez-Dávila, 1995).

Otros pueblos usan la madera de *B. simaruba* para la producción de canoas, huacales, tablas y leña (Vásquez-Dávila, 1995). En Oaxaca,

con la madera del copalillo (*Bursera glabrifolia*) se elaboran las artesanías llamadas alebrijes (Purata *et al.*, 2004).

La riqueza, abundancia, endemismos y valor cultural de *Bursera* antes relatados justifica la necesidad de un mayor número de estudios y proyectos enfocados a su conservación que deriven en su protección y la de su entorno.

Tesoros químicos en Bursera

Para sistematizar la riqueza química en las burseras se realizó una revisión bibliográfica sobre la constitución química reportada para exudados, órganos y tejidos vegetales. La exploración abarcó trabajos registrados en las bases de datos de Scopus, Web of Science (https://clarivate.com), Pubmed (https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov) y en el google scholar (https://scholar.google.com). La información se sistematizó en dos segmentos: a) estudios sobre la composición química de extractos vegetales, de las resinas y/o aceites esenciales acompañada de su actividad biológica y b) un análisis para calcular la quimiodiversidad intra e interespecie, lo que permitió obtener un acercamiento al panorama actual del género que podría conducir a un mejor aprovechamiento de los recursos.

Estudios sobre la composición química aromática.

La química de las burseras se conoce ampliamente de forma aislada, se han realizado varios estudios que evidencian la riqueza de compuestos ya sea de algún extracto, de su resina o de su aceite esencial (Cuadro 1), existen pocas revisiones que la conjunten. Aunque hay estudios sobre diversos tipos de metabolitos secundarios en *Bursera* como los flavonoides (Guevara-Fefer *et al.*, 2017) y lignanos (Marcotullio *et al.*, 2018), la mayor parte de los estudios se han centrado en la búsqueda de los componentes responsables del aroma o fragancia de resinas y aceites esenciales. Sobre las moléculas responsables de los aromas se encontraron dos revisiones químicas, dos sobre acei-

tes esenciales de la familia Burseraceae incluyendo al género *Bursera* (Ramma-Murthy *et al*., 2016; DeCarlo *et al*., 2019) y otra con el objetivo analizar la composición química y la actividad biológica de copales que se comercializan en mercados mexicanos (Gigliarelli *et al*., 2015).



Figura 1. Distribución del género *Bursera.* Construido con 34,881 registros georreferenciados en Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (Espinosa Organista, 2020).

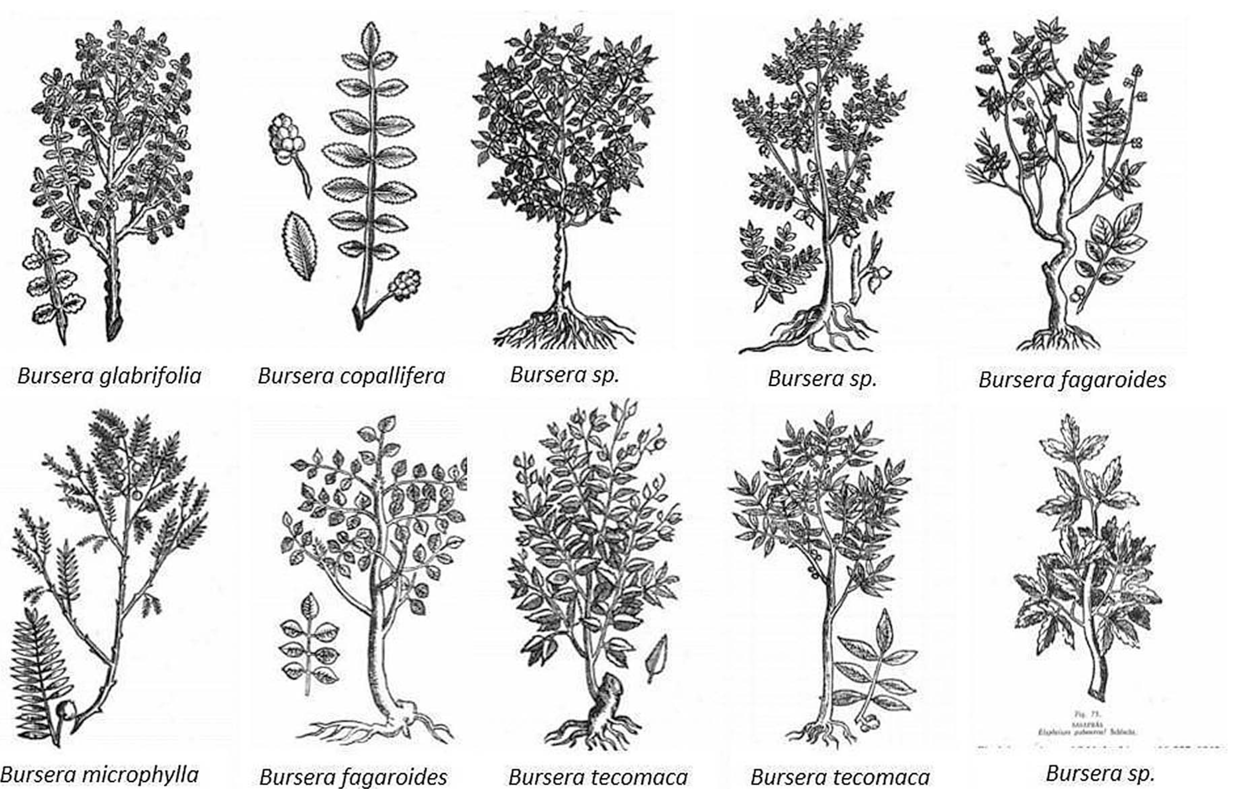


Figura 2. Ilustraciones de los diferentes copales y xiotes del género *Bursera* realizadas por Francisco Hernández en Historia de las Plantas de Nueva España (1651). Los nombres científicos fueron dados posteriormente.

Cuadro 1. Composición de metabolitos especializados (ME) de especies de *Bursera*

Especie	Muestra	Número de ME detectados	Tipo de ME principales	Lugar de procedencia	Referencias
B. aloexylon (Schiede ex Schltdl.) Engl.	Extracto de tallo	8	monoterpenos	Puebla y Guerrero, México	Zuñiga *et al.*, (2005)*
B. aptera Ramírez	Extracto de tallo	2	monoterpenos y diterpenos	Puebla y Guerrero, México	Zuñiga *et al.*, (2005)
	Extracto hidroalcoholico de tallos y hojas	8	flavonoides	Oaxaca, México	Sánchez-Monroy *et al.*, (2020)a
B. arida (Rose) Standl.	Extracto clorofórmico de tallos y hojas	7	lignanos y flavonoides, triterpenos		Ionescu, 1972 en Marcotullio *et al.*, (2018)
B. ariensis (Kunth) McVaugh y Rzed.	Extracto acetónico de tallo	1	lignanos		Hernández *et al.*, (1983) en Marcotullio *et al.*, (2018)
B. aromatica Proctor	Aceite esencial de hojas	38	monoterpenos y sesquiterpenos	Trelawny, Jamaica	Junor *et al.*, (2010)b
B. bicolor (Willd. Ex Schltdl.) Engl.	Extracto diclorometánico de tallo	6	ésteres, ácido carboxílico, triterpenos	Guerrero, México	Sánchez-Monroy *et al.*, (2020)b
B. biflora (Rose) Standl.	Extracto etil-acetato de hojas	10	monoterpenos y sesquiterpenos	Zapotitlán, Puebla	Evans *et al.*, (2000)
B. bipinnata (Moc. y Sessé ex DC.) Engl.	Resina	68	monoterpenos y sesquiterpenos	México	Case *et al.*, (2003)*
	Resina	8	triterpenos	México	Lucero-Gómez *et al.*, (2014)
B. chemapodicta Rzed. y E.Ortíz	Extracto diclorometánico de hojas	14	alcanos alifáticos, acetatos, alcoholes, cetonas y sesquiterpenos	Guerrero, México	Evans y Becerra (2006)
B. citronela McVaugh & Rzed.		2	lignanos		Kouman, 2003 en Marcotullio *et al.*, (2018)

Especie	Muestra	Número de ME detectados	Tipo de ME principales	Lugar de procedencia	Referencias
B. copallifera (Sessé & Moc. Ex DC.) Bullock	Extracto de hojas	14	monoterpenos y sesquiterpenos	México	Noge y Becerra (2009)*
	Resina	6	triterpenos pentacíclicos	Morelos, México	Romero-Estrada *et al.,* (2016)
	Extracto metanólico de hojas	16	compuestos fenólicos	Guerrero, México	Domínguez *et al.,* (2018)
	Extracto diclorometánico de tallo	4	lignanos, ésteres y ácido carboxílico	Guerrero, México	Sánchez-Monroy *et al.,* (2020)b
	Resina	29	monoterpenos, sesquiterpenos y triterpenos	México	De la Cruz-Cañizares *et al.,* (2005)
B. cuneata (Schltdl.) Engl.	Resina	20	ésteres, monoterpenos y sesquiterpenos	México	Gigliarelli *et al.,* (2015)
	Extracto diclorometanico de hoja y tallo	4	triterpenos	Morelos, México	Figueroa-Suarez *et al.,* (2019)
B. excelsa (Kunth) Engl.	Extracto de hojas	13	monoterpenos y sesquiterpenos	México	Noge y Becerra (2009)
	Resina	5	triterpenos	México	Lucero-Gómez *et al.,* (2014)
B. fagaroides (Kunth) Engl.	Extracto de hojas	10	monoterpenos y sesquiterpenos	México	Noge y Becerra (2009)
	Extracto hidroalcohólico de tallos y hojas	6	flavonoides	Oaxaca, México	Sánchez-Monroy *et al.,* (2020)a
	Extracto diclorometánico	8	lignanos, ésteres, ácido carboxílico, triterpenos pentacíclicos	Guerrero, México	Sánchez-Monroy *et al.,* (2020)b
B. galeottiana	Extracto hidroalcohólico de tallos y hojas	6	flavonoides	Oaxaca, México	Sánchez-Monroy *et al.,* (2020)a
B. glabra (Jacq.) Triana y Planch.	Resina	8	monoterpenos y sesquiterpenos	Mérida, Venezuela	Cáceres-Ferreira *et al.,* (2019)
B. glabrifolia (Kunth) Engl.	Extracto de tallo	7	monoterpenos	Puebla y Guerrero, México	Zuñiga *et al.,* (2005)

Especie	Muestra	Número de ME detectados	Tipo de ME principales	Lugar de procedencia	Referencias
B. grandifolia (Schltdl.) Engl.	Extracto de tallo	5	monoterpenos y sesquiterpenos	Puebla y Guerrero, México	Zuñiga *et. al.* (2005)
	Extracto diclorometánico de tallo	8	lignanos, ésteres, ácido carboxílico, triterpenos pentacíclicos	Guerrero, México	Sánchez-Monroy *et al.*, (2020)b
B. graveolens (Kunth) Triana & Planch.	Extracto dietil-éter	100	monoterpenos y sesquiterpenos	Piura, Perú	Yukawa *et al.*, (2006)
	Aceite esencial de hojas y tallo	26	monoterpenos y sesquiterpenos	Chicamocha, Colombia	Leyva *et al.*, (2007)
	Aceite esencial de ramas	11	triterpenos-esteroides, fenoles, flavonoidesquinonas, antocianidinas y saponinas	Santa Elena, Ecuador	Manzano-Santana *et al.*, (2009)
	Aceite esencial de hojas	97	monoterpenos y sesquiterpenos	La Habana, Cuba	Carmona *et al.*, (2009)
	Aceite esencial	41	monoterpenos, sesquiterpenos, ácidos grasos y ésteres	La Habana, Cuba	Monzote *et al.*, (2012)
	Aceite esencial de hojas	53	monoterpenos y sesquiterpenos	Chiapas, México	Luján-Hidalgo *et al.*, (2012)*
	Resina	14	monoterpenos y sesquiterpenos	Soledad, Colombia	Muñoz-Acevedo *et al.*, (2013)
	Aceite esencial de hojas y corteza	93	monoterpenos y sesquiterpenos	La Libertad, Perú	Cuellar-Cuellar *et al.*, (2015)
	Aceite esencial de tallo	99	monoterpenos y sesquiterpenos	Manabí, Ecuador	Fon-Fay *et al.*, (2018)
	Aceite esencial de hojas	17	monoterpenos y sesquiterpenos	Bolivia, Colombia	Jaramillo-Colorado *et al.*, (2019)
B. hollickii (Britton) Fawc. & Rendle	Aceite esencial de hojas y tallo	63	monoterpenos y sesquiterpenos	San Andrés, Jamaica	Junor *et al.*, (2008)b
B. inversa Daly	Resina	10	monoterpenos y sesquiterpenos	Mérida, Venezuela	Cáceres-Ferreira *et al.*, (2019)

Especie	Muestra	Número de ME detectados	Tipo de ME principales	Lugar de procedencia	Referencias
B. lancifolia (Schltdl.) Engl.	Extracto de tallo	9	monoterpenos, sesquiterpenos e hidrocarburos de cadena larga	Puebla y Guerrero, México	Zuñiga *et al.,* (2005)
	Extracto diclorometánico de tallo	8	lignanos, ésteres, ácido carboxílico y triterpenos pentacíclicos	Guerrero, México	Sánchez-Monroy *et al.,* (2020)b
B. laxiflora S. Watson	Resina	7	triterpenos	México	Lucero-Gómez *et al.,* (2014)
B. linaloe (La Llave) Rzed., Calderón y Medina	Extracto diclorometánico de tallo	6	ésteres, ácido carboxílico y terpenos	Guerrero, México	Sánchez-Monroy *et al.,* (2020)b
B. lunanii (Spreng.) CD Adams y Dandy ex Proctor	Aceite esencial de hojas	62	monoterpenos y sesquiterpenos	San Andres, Jamaica	Junor *et al.,* (2010)a
B. longipes (rosa) Standl.	Extracto diclorometánico de tallo	8	lignanos, ésteres, ácido carboxílico y triterpenos pentacíclicos	Guerrero, México	Sánchez-Monroy *et al.,* (2020)b
B. microphylla A.Gray	Aceite de oleo-gomo resina	26	monoterpenos y sesquiterpenos	Arizona, Estados Unidos	Tucker *et al.,* (2009)
	Resina	15	diterpenos y triterpenos	Sonora, México	Messina *et al.,* (2015)
	Extracto de frutos y hojas	11	fenoles	Sonora, México	Vidal-Gutiérrez *et al.,* (2020)
B. mirandae C.A.Toledo	Extracto de hojas	14	monoterpenos y sesquiterpenos	México	Noge y Becerra (2009)
B. morelensis Ramírez	Extracto de tallo	6	monoterpenos y ésteres	Puebla y Guerrero, México	Zuñiga *et al.,* (2005)
	Aceite esencial de partes aereas	17	monoterpenos, sesquiterpenos, ácidos carboxílicos y ácidos grasos	Oaxaca, México	Carrera-Martínez *et al.,* (2014)*
	Aceite esencial de tallo	28	monoterpenos y sesquiterpenos	Puebla, México	Canales-Martínez *et al.,* 2017
	Extracto hidroalcohólico de tallos y hojas	5	flavonoides	Oaxaca, México	Sánchez-Monroy *et al.,* (2020)a
	Extracto diclorometánico de tallo	8	lignanos, ésteres, ácido carboxílico y triterpenos pentacíclicos	Guerrero, México	Sánchez-Monroy *et al.,* (2020)b

Especie	Muestra	Número de ME detectados	Tipo de ME principales	Lugar de procedencia	Referencias
B. penicillata (Sessé & Moc. Ex DC.) Engl.	Extracto diclorometánico de hojas	13	monoterpenos y sesquiterpenos	Estados Unidos	Islam y Becerra (2011)
	Resina	8	triterpenos	México	Lucero-Gómez *et al.,* (2014)
B. roseana Rzed., Calderón & Medina		2	lignanos		Marcotullio *et al.,* (2018)
B. rupicola León de la Luz	Extracto de hojas	17	monoterpenos y sesquiterpenos	México	Noge y Becerra (2009)
	Aceite esencial de frutos	21	monoterpenos y sesquiterpenos	México	Gómez-Pérez, (2020)
	Extracto hexánico de tallo	17	carbohidratos y triterpenos	Querétaro, México	Bah *et al.,* (2014)
	Resina	8	triterpenos	México	Lucero-Gómez *et al.,* (2014)
B. simaruba (L.) Sarg.	Aceite esencial de hojas y tallo	39	monoterpenos y sesquiterpenos	Monteverde, Costa Rica	Setzer. (2014)
	Resina	18	monoterpenos y sesquiterpenos	Mérida, Venezuela	Cáceres-Ferreira *et al.,* (2019)
	Resina	21	monoterpenos y sesquiterpenos	Chiapas, México	Hernández-Rodríguez (2019)
	Extracto etil-acetato de hojas y resina	6	monoterpenos e hidrocarburos	Zapotitlán, Puebla	Evans *et al.,* (2000)
B. schlechtendalii Engl.	Aceite esencial y resina	29	monoterpenos, sesquiterpenos e hidrocarbonos oxigenados	Oaxaca, México	Villa-Ruano *et al.,* (2018)*
	Extracto hidroalcohólico de tallos y hojas	6	flavonoides	Oaxaca, México	Sánchez- Monroy *et al.,* (2020)b
B. stenophylla Sprague y L.Riley	Resina	10	triterpenos	México	Lucero-Gómez *et al.*, (2014)

Especie	Muestra	Número de ME detectados	Tipo de ME principales	Lugar de procedencia	Referencias
B. submoniliformis Engl.	Extracto de tallo	17	monoterpenos e hidrocarburos de cadena larga	Puebla y Guerrero, México	Zuñiga *et al*., (2005)
	Extracto diclorometánico de tallo	8	lignanos, ésteres, ácido carboxílico y triterpenos pentaciclicos	Guerrero, México	Sánchez-Monroy *et al*., (2020)b
B. tomentosa (Jacq.) Triana & Planch.	Aceite esencial de tallo	28	monoterpenos y sesquiterpenos	Cabudare, Venezuela	Moreno *et al.,* (2010)
	Resina	17	monoterpenos y sesquiterpenos	Chiapas, México	Hernández-Rodríguez (2019)
B. trifoliolata Bullock	Extracto diclorometánico de hojas	9	monoterpenos y sesquiterpenos	Arizona, Estados Unidos	Islam y Becerra (2011)
B. velutina Bullock	Extracto de tallo	21	monoterpenos, sesquiterpenos e hidrocarburos de cadena larga	Puebla y Guerrero, México	Zuñiga *et al.,* (2005)
B. vejar-vazquezii Miranda	Extracto diclorometánico de hojas	9	monoterpenos y sesquiterpenos	Arizona, Estados Unidos	Islam y Becerra (2011)

*Datos tomados en consideración para el análisis de quimiodiversidad en la sección posterior.

En el periodo del 2000-2020 es cuándo la química del género se ha explorado con mayor amplitud, en este intervalo se concentra más del 90% de las evaluaciones fitoquímicas, se encontraron 69 estudios que incluyen el registro de 40 especies de *Bursera*, lo que significa que se ha estudiado a un tercio del género (figura 3). Los estudios de los metabolitos secundarios incluyen la exploración de extractos orgánicos generales (33 trabajos), resinas (18) y aceites esenciales (18), en ellos se reporta la presencia de moléculas conocidas o nuevas para la ciencia, o moléculas con alguna actividad biológica. México es el país en América en el que más estudios se han realizado.

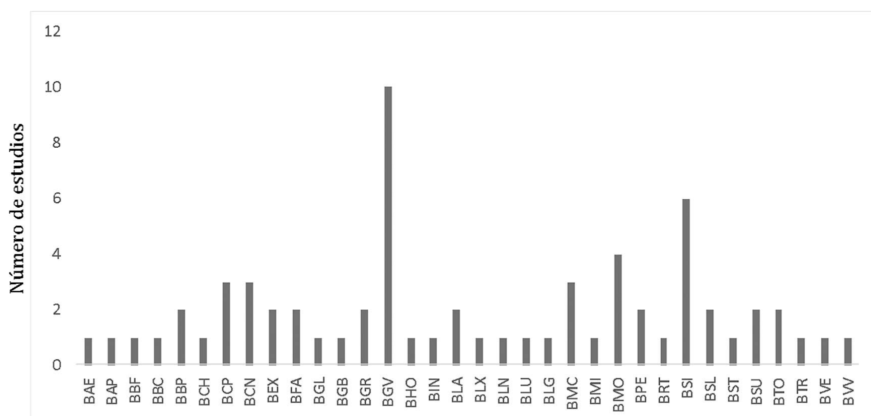


Figura 3. Especies de *Bursera* con mayor número de estudios para su caracterización química. *B. aleoxylon* (BAE), *B. aptera* (BAP), *B. biflora* (BBF), *B. bicolor* (BBC), *B. bipinnata* (BBP), *B. chemapodicta* (BCH), *B. copallifera* (BCP), *B. cuneata* (BCN), *B. excelsa* (BEX), *B. fagaroides* (BFA), *B. glabra* (BGL), *B. glabrifolia* (BGB), *B. grandifolia* (BGR), *B. graveolens* (BGV), *B. hollickii* (BHO), *B. inversa* (BIN), *B. lancifolia* (BLA), *B. laxiflora* (BLX), *B. linanoe* (BLN), *B. lunanii* (BLU), *B. longipes* (BLG), *B. microphylla* (BMC), *B. mirandae* (BMI), *B. morelensis* (BMO), *B. penicillata* (BPE), *B. rupicola* (BRT), *B. simaruba* (BSI), *B. schlechtendalii* (BSL), *B. stenophylla* (BST), *B. submoniliformis* (BSU), *B. tomentosa* (BTO), *B. trifoliolata* (BTR), *B. velutina* (BVE), *B. vejar-vazquezii* (BVV).

Bursera graveolens (palo santo, aceitilla o sasafrás) y *B. simaruba* (palo mulato o palo jiote) son hasta ahora las especies que tienen mayor número de trabajos. Los tejidos o partes de las burseras más estudiadas son los tallos y las resinas, que en conjunto representan más de la mitad de los estudios (65%), las hojas generalmente aromáticas también han recibido atención química (31% de los estudios). Algo que llama la atención son los pocos estudios en frutos (3%), cuyos altos rendimientos (hasta 1%) de aceites esenciales (Gómez-Pérez, 2020), pudieran ser una excelente fuente renovable de estos productos naturales (figura 4).

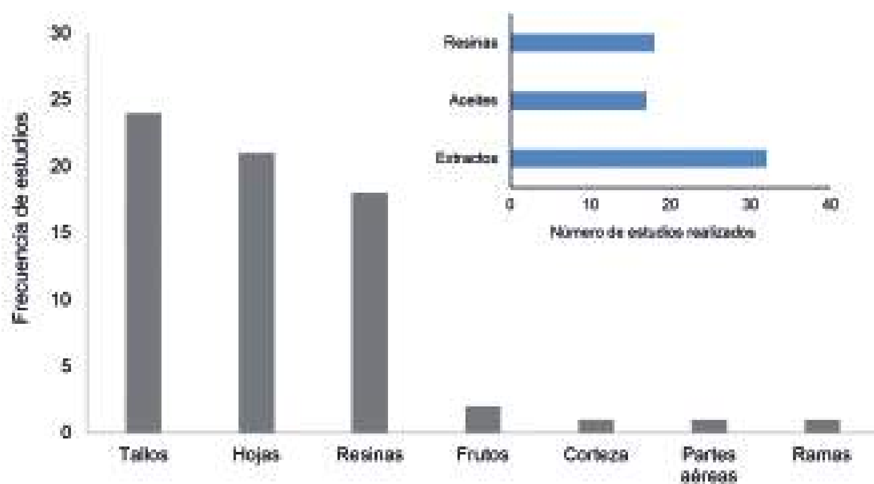


Figura 4. Frecuencia de estudios en los diferentes tejidos o exudados de los árboles de *Bursera*

Estos trabajos engloban una riqueza de 269 compuestos (cuadro 2), principalmente de moléculas fragantes de las rutas biosintéticas de los monoterpenos y sesquiterpenos (35 y 32% de los metabolitos reportados) y de la de los derivados de ácidos grasos (23%) (figura 5). Hay presencia eventual de diterpenos (2%) y triterpenos (4%), moléculas generalmente menos volátiles. Es sobresaliente que hay un 4% de moléculas que se reportan sin identificación, lo que podría significar un

tesoro de moléculas nuevas. Esta tendencia general es más evidente en aquellas especies que tienen mayor número de estudios, sin embargo, existen particularidades, como en *B. chemapodicta,* donde la ruta más numerosa es la de derivados de ácidos grasos.

Un grupo de compuestos no volátiles sobresalientes son los de naturaleza fenólica, lignanos (Marcotullio *et al*., 2018) y flavonoides (Sánchez-Monroy *et al*., 2020a), de ellos los lignanos, recientemente fueron revisados, 34 lignanos en 15 especies habían sido reportados hasta ese entonces (Marcotullio *et al*., 2018).

Hay especies que parecen presentar una riqueza mayor que otras, por ejemplo, *B. hollickii* es capaz de biosintetizar hasta 70 compuestos, *B. lunanii*, *B. simaruba* hasta 60 y 53 compuestos respectivamente. En otras se ha reportado una riqueza baja, por ejemplo, para *B. aptera*, *B. trifoliolata y B. grandifolia* se reportaron dos y cinco compuestos, lo cual solo podría significar que han sido pobremente estudiadas.

Dentro de este universo de moléculas hay algunas que parecen ser típicas en las burseras, por ejemplo, entre los monoterpenos (metabolitos con 10 átomos de carbonos) es frecuente encontrar al limoneno (en 19 spp.), al α-pineno (15 spp.), al α-thujeno (12 spp.), al β-pineno (11 spp.), al β-felandreno y sabineno (10 spp.). Los sesquiterpenos (de 15 carbonos) habituales son el germacreno D y β-cariofileno (en 11 spp.), el α-humuleno (10 spp.), el α-copaeno y biciclogermacreno (9 spp.). De los derivados de ácidos grasos (DAG) apenas el nonano y el ácido *trans* oleico son comunes en algunas especies. Lo mismo sucede con los terpenos más pesados estructuralmente, los diterpenos (20 carbonos) y los triterpenos (30 carbonos) aparentemente son de distribución más restringida, por ejemplo, el 3-epi lupeol (7 spp.), la α-amirina y la lupenona (5 spp.) se han reportado sólo en algunas especies (figura 6).

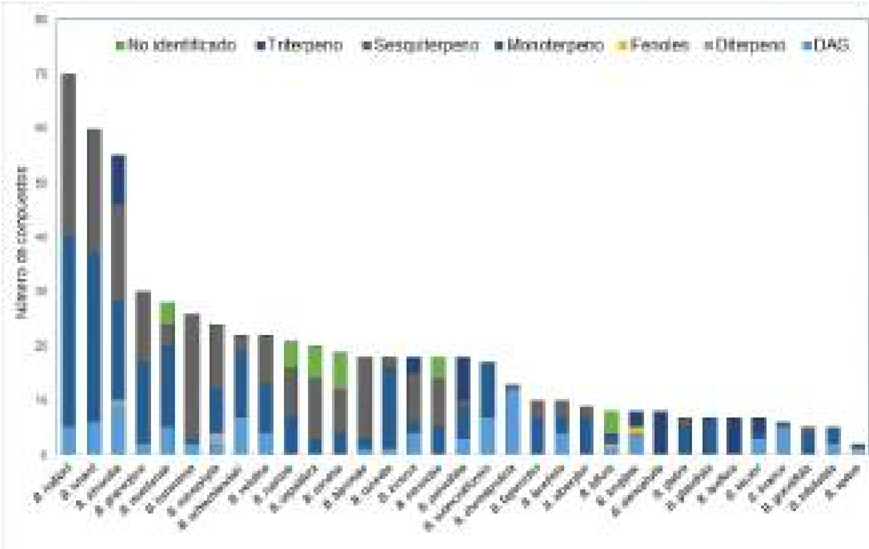


Figura 5. Tipos de metabolitos en resinas y aceites esenciales de *Bursera.*

Cuadro 2. Metabolitos encontrados en extractos, resinas y aceites esenciales del género *Bursera*

Derivados de ácidos grasos		
(E)-2-hexanal	6-metil-5-hepten-2-ona	humuleno epóxido II
(Z)-3-hexanol	8-hidroxi-isobornil-isobutirato	metil hexacosanoato
(Z)-3-hexenil benzoato	ácido acético, heptil éster	metil isopalmitato
1-nonano	ácido acetico, hexil éster	metil salicilato
1-penten-3-ol	ácido esteárico	metil-octadecanoato
1-undeceno	ácido hexanodecanoico	metil-tricontanoato
2-(pentanoiloxi) feneil metilnonanoato	ácido mirístico	n-heptil hexanoato
2,6,10,14-tetramethylhexadecaeno	ácido octanoico	n-hexanol
2-etilfurano	ácido palmítico	n-hexil hexanoato
2-heptanol	ácido-trans-oleico	n-octil butirato
2-heptanona	dioctil éster de ácido hexanedioico	n-octil hexanoato
2-heptil-acetato	dipropil-dietil ester	n-octil-acetato
2-nonano	docosano	nonano
3,8-dimetilundecano	eicosano	octil-acetato
3-heptanol	heneicosano	tetracosano
4-metil-2-pentil acetato	heptadecano	tetradecanol
4-metil-3-hexanol acetato	heptano	tricosano
4-metil-3-hexil acetato	hexanal	undecano

	Monoterpenos	
α-bornil acetato	cis-3-hidroxi-1,8-cineol	cis-carveol
α-camfolenal	p-cimen-8-ol	δ-3-careno
(E)-β-ocimeno	p-cimeno	cis-isocarveol
α-felandreno	pinocarvona	cis-p-ment-2-ene-
α-pineno	piperitona	1-ol
α-pineno oxido	p-ment-2-ene-1,4-diol	cumin aldehido
α-terpineno	p-menta-1(7),8-dieno	cuminol
α-terpineol	pulegona	eucaliptol
α-terpinoleno	sabineno	fenchil acetato
(Z)-ocimenona	sabinol	fenchol
(Z)-β-ocimeno	terpinen-4-ol	geranil acetato
1,2:8,9-diepoxi-p-mentano	terpinil acetato	isobornil acetato
1,8-cineol	terpinoleno	isopinocamphona
2-tujeno	timol	L-carvona
4-terpineol	trans-carveol	limoneno
ascaridole	trans-pinocarveol	linalil acetato
borneol	trans-verbenol	linalool
bornileno	tricicleno	mentofurano
camfeno	verbenona	mentona
campheno-hidrato	α-tujeno	mirceno
canfor	β-felandreno	mirtenal
careno	β-mirceno	neo-allocimeno
carvacrol	β-pineno	neril acetato
carvacrol-metil éter	β-tujeno	nerol
carvona	γ-terpineno	o-cimeno
carvonahidrato	γ-terpineol	p-cimen-2,5-diona
carvotanacetona	γ-terpinoleno	p-cimen-7-ol
	Sesquiterpenos	
τ-cadinol	espatulenol	α-calacoreno
(E)-nerolidol	germacreno-B	α-copaeno
(E,E)-α-farneseno	germacreno-D	α-cubebeno
τ-muurolol	globulol	α-epi-cadinol
1,10-di-epi-cubenol	guaiol	α-epi-muurolol
1,5-Epoxysalvial-4(14)-ene	guial	α-gurjuneno
1-epi-cubenol	himachalol	α-humuleno
7-epi-α-selineno	isoledeno	α-muroleno
agarospirol	jinkoheremol	α-muurolol
allo aromadendreno	junenol	α-selineno
aromadendreno	ledol	β-biotol
biciclogermacreno	linalil antranilato	β-bisaboleno
cadaleno	longifolol	β-bourbuneno
cariofila-2(12), 6 dieno-5ol	neo-α-cloveno	β-cariofileno
cariofila-4(14),8(15)-dieno-5α-ol	seicheleno	β-cubebeno
cariofila-4(14),8(15)-dieno-5β-ol	spatulenol	β-elemeno
cariofilene oxido	trans-cadina-1(6), 4-dieno	β-eudesmol
cis-calameneno	trans-calamenen-10-ol	β-himachaleno
cis-pinanediol	trans-calameneno	β-ilangeno
cubebol	trans-muurolena-4(4),5-dieno	β-selineno
cupareno	trans-α-bergamoteno	γ-cadineno
elemol	valerienol	γ-elemeno
epi-α-cadinol	viridifloreno	γ-himachaleno
	viridiflorol	γ-muuroleno
	α-amorfeno	γ-selineno
	α-bisabolol	
	α-cadinol	

Diterpenos		
(3Z)-cembreno A cembreno	kau-16-eno fitol	neocembreno A
Triterpenos		
3-epi-α-amirina 3-epi-β-amirina 3-epilupeol α-amirina	α-amirina α-amirona β-amirina β-amirona	ácido betulónico lupenona lupeol sitosterol
Lignanos (fenoles)		
ariensina burseranina burserano bursehernina isobursehernina cubebina 7´,8´-dehidro-trans-p-cumaroil dehidroclusina monoacetato dehidroclusina diacetato dehidroclusina 9-acetato 9´-acetil-9-pentadecanoil-dehidroclu- sina guayadequiol hemiariensina hinokinina (−)-morelensina β-peltatin A-metil eter β-peltatin-O-β-D-glucopiranosido 5´-desmetoxi-β-peltatin A-metil éter picropoligamaina	podofiltoxina podofilotoxin butanoato acetilpodofilotoxina acetilpicropodofilotoxina (−)-desoxipodofilotoxina 7´,8´dehidropodofilotoxina 7´,8´dehidroacetilpodofilotoxina savinina 2,3-desmetoxi-secoisolintetralin diacetato 2,3-desmetoxi-secoisolintetralin monoacetato (−)-yateina 3,4-dimetoxi-3´,4´- metilenedioxilignano-9,9´- epoxilignan-9´-ol (DME)	(+)-3-hidroximeti- l-5-metoxi-6,7-met- ilenedioxi-1-(3´,4´- -metilenedioxibenze no)-l,2,3,4-tetrahidro- naftaleno-2-carboxil ic ácido lactona (+)-3-hidroximetil- 6,7-metilenedioxi-1- -(3´,4´-metilenediox ibenzeno)-3,4-dehidr onaftaleno-2-carboxi- lic ácido lactona (+)-3-hidroximeti1 -6,7 -metilenedioxi- 1-(5´ -metoxi- 3´,4´-metilenedio- xibenzeno)- 3,4- dihi- dronaftalene-2- car- boxylic ácido lactona
Flavonoides		
Rutina Florizina Miricetina	Naringina Quercetina Floretina	Naringenina Galangina
Miscelánea de metabolitos especializados en Burseras		
Linalil antranilato	2-fenil etanol	

Las referencias para la realización de este cuadro son las que están indicadas en el cuadro 1, además de las de Gigliarelli *et al.* (2015), Marcotullio *et al.* (2018) y DeCarlo *et al.* (2019).

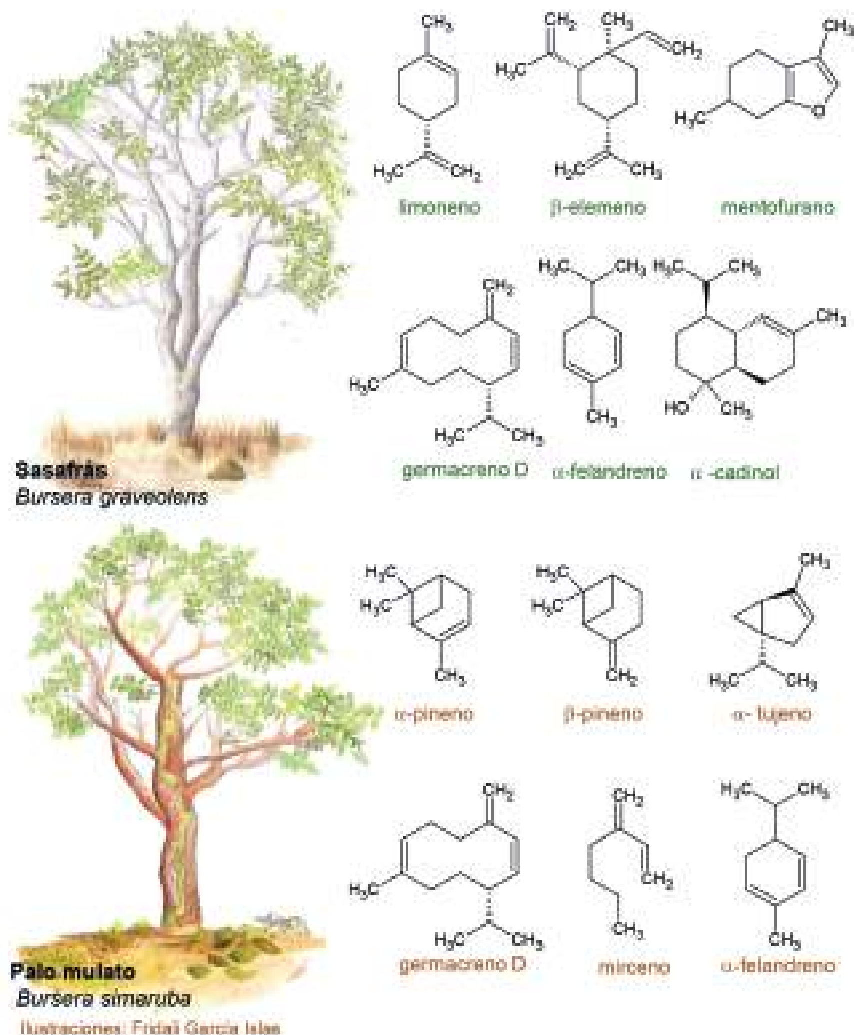


Figura 6. Algunas moléculas volátiles detectadas en las especies de *Bursera* más estudiadas. *Bursera graveolens* suele presentar abundantes proporciones de limoneno en sus frutos, hojas, maderas y resinas, en tanto que en *B. simaruba* es común encontrar α-pineno en abundante proporción (De Carlo *et al.*, 2019).

En 23 burseras se han realizado estudios sobre sus propiedades biológicas, reportándose que extractos, aceites esenciales y moléculas

individuales pueden inhibir el crecimiento de bacterias, hongos y de varias líneas celulares cancerígenas; además tienen propiedades antioxidantes y antiinflamatorias y el aroma de algunas incluso es repelente o letal a ciertos insectos (figura 7). *B. simaruba* (palo mulato) es la planta con mayor número de actividades biológicas reportadas.

Las actividades citotóxicas constituyen las más exploradas en las burseras; extractos, resinas o aceites de 15 especies tienen esta actividad (Acevedo *et al*., 2015; Nakanishi *et al*., 2005; Gigliarelli *et al*., 2018). Se ha documentado frecuentemente que algunos principios activos son los lignanos (Nakanishi *et al*., 2005; Gigliarelli *et al*., 2018; Marcotullio *et al*., 2018); esta propiedad también es frecuente en aceites esenciales, por ejemplo, el aceite esencial de las hojas de *B. simaruba* inhibe el crecimiento de células tumorales del carcinoma de pulmón (A-549) y del adenocarcinoma de colon humano (DLD-1) con una concentración inhibitoria media (CI_{50}) de 42 y 48 µg mL^{-1} respectivamente. La evaluación de los principales componentes del aceite indica que el sesquiterpeno volátil α-humuleno con 15 átomos de carbono es posiblemente el responsable de esta actividad (Sylvestre *et al*, 2007).

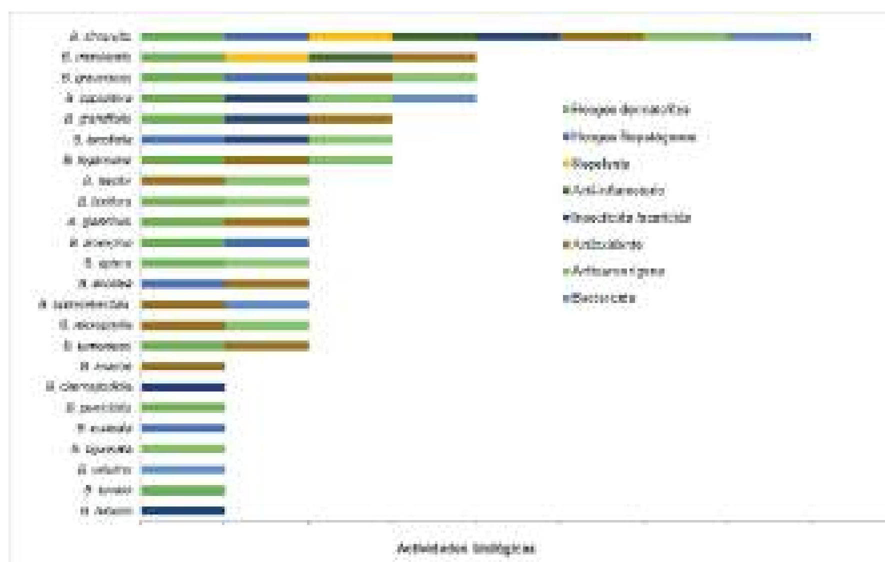


Figura 7. Actividades biológicas detectadas en plantas del género *Bursera.*

Quimiodiversidad una herramienta para mostrar la riqueza metabólica de Bursera

Los metabolitos especializados constituyen mezclas complejas en proporciones variables dentro de matrices biológicas como secreciones, células, tejidos, individuos y poblaciones, que son difíciles de interpretar como un todo, sin embargo, su análisis se puede simplificar utilizando los modelos conocidos para medir la diversidad ecológica. La quimiodiversidad o diversidad de metabolitos especializados describe el número y concentración de los metabolitos en un tejido o muestra vegetal. Esta mezcla de moléculas constituye el fenotipo químico del tejido en un determinado momento, edad o condición, es decir una quimiodiversidad alfa (García-Rodríguez *et al*., 2012).

García-Rodríguez *et al.* (2012) definen el grado de recambio en la composición de metabolitos entre los fenotipos químicos de diferentes tejidos de una planta como quimiodiversidad beta individual y a la poblacional como el grado de recambio en la composición de fenotipos químicos de los individuos de una especie. En este caso utilizamos a la quimiodiversidad beta para mostrar el recambio de compuestos que hay entre las especies de burseras estudiadas, lo que también entre otras cosas señala que tantas moléculas son comunes entre ellas.

El estudio de la quimiodiversidad también es útil para entender patrones micro y macroevolutivos, por ejemplo, Becerra *et al.* (2009), encontraron que los taxones descendientes de *Bursera* tienen un número significativamente mayor de tipo y número de metabolitos que sus taxones ancestrales, lo que sugiere que a medida que las nuevas especies divergieron en el tiempo, desplegaron la capacidad para producir una mayor quimiodiversidad, presumiblemente para nuevas adaptaciones. Ello parece ajustarse a la hipótesis de la carrera armamentista de las plantas contra los herbívoros que justifica la elaboración de nuevas moléculas para contrarrestar la resistencia de sus depredadores.

Por otra parte, Hernández-Rodríguez (2019), realizó la caracterización de la composición química de la resina de *B. simaruba* y *B. tomentosa*, tomando como factores del muestreo, la temporalidad (12 meses de muestreo) y la fenología durante ese tiempo. Los resultados muestran

que la quimiodiversidad de *B. simaruba* es mayor en un mes de la temporada de lluvia y la de *B. tomentosa* en la temporada de sequía. Los índices de diversidad beta señalan que las resinas tienen más compuestos comunes en los meses del periodo de sequía.

En este trabajo se tomó en consideración los datos de la composición química de 16 burseras de México, incluyendo 104 compuestos reportados con algún dato de abundancia (concentración). Tomando a las especies como unidad de muestreo, se encontró una discrepancia entre los índices de Shannon (prioridad a la riqueza) y Simpson (prioridad a la dominancia), por ello, para establecer un orden único entre las especies, independientemente del número de compuestos o su abundancia, de acuerdo al área bajo la curva calculado con el algoritmo BioFTF (un paquete de R para estudiar la biodiversidad con el análisis de datos funcionales), se obtuvo que las especies con mayor diversidad química son *B. velutina*, *B. submoniliformis*, *B. morelensis* y *B. schlechtendalii*, mientras que las especies con menos diversidad de compuestos son *B. grandifolia* y *B. aptera* (cuadro 2). Las especies de *Bursera* principalmente aprovechadas para la extracción de la resina en México son *B. bipinnata* (copal chino) y *B. copallifera* (copal ancho) (Cruz-León *et al.*, 2006) que en este análisis mostraron un nivel medio de diversidad química, lo que indicaría que su aroma estaría dado por pocas moléculas, pero con gran proporción.

La quimiodiversidad beta, indica a su vez un pobre recambio de compuestos, es decir que hay un conjunto numeroso de moléculas comunes entre las especies. Particularmente las moléculas de *B. aloexylon*, *B. aptera* y *B. excelsa* son frecuentes en muchas más especies, mientras que los compuestos de *B. bipinnata*, *B. copallifera* y *B. fagaroides* son menos comunes, es decir en estas últimas habría un aroma más "singular". La presencia de moléculas constantes en burseras es relevante porque permite señalar que tanto las resinas como los aceites tienen "notas fragantes usuales", lo que podría reflejarse en su uso colectivo o en ser fuentes genéricas de una misma molécula con alguna propiedad biológica.

Particularmente, la extracción de resina de burseras es una práctica ancestral en México que se ha visto reducida en la actualidad, pues existen ahora pocas regiones productoras, entre ellas, algunas situadas en Puebla, Oaxaca y Morelos (Montufar-López, 2016). Como

mencionan Cruz- León *et al.* (2006), las comunidades no cuentan con planes de manejo para el aprovechamiento de resina; esta actividad se ha visto principalmente reducida por el hecho de que el conocimiento de los campesinos "copaleros" o "resineros", se restringe a llevar a cabo la extracción en ciertos meses de la época de lluvia. Sin embargo, sin comparaciones sistemáticas entre estaciones pluviales, la extracción de resinas en las lluvias no necesariamente estaría asociada a resinas de mejor calidad aromática comercial. Es por ello que generar conocimiento sobre la composición o diversidad química de la resina, así como de los tiempos en los que la resina es más "aromática" por el tipo y número de compuestos, sería de utilidad para hacer un uso sustentable del recurso.

Diversidad beta

Los análisis de quimiodiversidad también pueden servir para documentar la amplia variación que hay debido al hábitat, DeCarlo *et al.* (2019) en su revisión se percató que el aceite esencial de *B. simaruba* de las hojas de árboles creciendo en diferentes sitios tenían riquezas distintas y las moléculas dominantes cambiaban, el aceite esencial de hoja de la localidad de Monteverde en Costa Rica, estuvo dominado por *o*-cimeno (65%) (Setzer, 2014), el de Fouillole, Pointe-à-Pître, en Guadalupe fue rico en limoneno (47%) (Sylvestre et al., 2007) y el de St. Andrew en Jamaica tenía α-pineno (10%), β-cariofileno (9%) y trans-cadina-1 (6), 4-dieno (10%) como componentes principales (Junor et al., 2008a). Estos cambios o grados de recambio en la diversidad química como lo señalan García-Rodríguez *et al.* (2015) bien podrían ser calculados y explicados con diversidades químicas beta o gamma. De manera similar, el aceite esencial de la corteza de *B. simaruba* de Costa Rica tuvo abundancias altas de α-felandreno (29%) y β-cariofileno (19%) (Setzer, 2014), mientras que el aceite de corteza de Jamaica mostró a α-y β-pineno como componentes principales (32 y 13%, respectivamente) (Junor *et al.*, 2008a). Y como bien concluye DeCarlo *et al.* (2019) estos recambios afectan las actividades biológicas y probablemente también los usos tradicionales.

Cuadro 2. Estimadores de diversidad alfa: Shannon (H´), Simpson (D), Área (de BioFTF), riqueza (diagonal gris) y diversidad beta: (índice de Whittaker)

		Diversidad alfa															
	Especie	**BAE**	**BAP**	**BIP**	**BCO**	**BEX**	**BFA**	**BGL**	**BGR**	**BGV**	**BLA**	**BMI**	**BMO**	**BRU**	**BSL**	**BSU**	**BVE**
Estimadores de diversidad	Área	4.2															
	D	0.68	0.61														
	H	1.54	0.1	7.6													
Especies	*B. aloexyllon* BAE	8	0.22	0.9	5.54												
	B. aptera BAP	1	2	2.4	0.62	5.55											
	B. bipinnata BIP	1	0.9	18	1.59	0.69	4.02										
	B. copallifera BCO	1	1	0.7	14	1.8	0.5	4.2									
	B. excelsa BEX	1	1	0.7	0.38	12	1.2	0.8	2.43								
	B. fagaroides BFA	1	0.83	0.7	0.67	0.55	10	1.7	0.46	7.8							
	B. glabrifolia BGL	0.87	0.78	0.9	0.81	0.79	0.65	7	0.89	0.71	5.8						
	B. grandifolia BGR	0.85	0.71	0.8	0.89	1	0.87	0.3	5	1.83	0.9	6.1					
	B. graveolens BGV	1	0.92	0.7	0.84	0.78	0.59	0.8	0.93	24	2.3	0.8	8.51				
	B. lancifolia BLA	0.89	0.83	0.9	1	1	0.9	0.6	0.6	0.94	10	1.9	0.82	6.71			
	B. mirandae BMI	1	1	0.7	0.36	0.46	0.58	0.9	0.89	0.79	1	14	2.36	0.79	8.4		
	B. morelensis BMO	0.87	0.92	0.9	0.78	0.76	0.69	0.6	0.7	0.74	0.8	0.7	22	2.03	0.8	8.8	
	B. rupicola BRU	1	0.89	0.7	0.4	0.43	0.31	0.7	0.81	0.7	0.9	0.5	0.68	16	2.5	0.9	9.3
	B. schlechtendalii BSL	0.93	0.91	0.9	0.94	0.88	0.67	0.7	0.84	0.73	0.8	0.8	0.76	0.78	20	3	0.9
	B. submoniliformis BSU	0.92	1	1	0.94	1	1	0.8	0.82	1	0.9	0.9	0.79	0.94	1	17	2.8
	B. velutina BVE	0.86	0.91	0.9	1	1	0.94	0.8	0.69	0.82	0.6	1	0.86	0.95	0.8	0.7	21

Conclusiones

El objetivo de este trabajo fue documentar la riqueza de metabolitos especializados del género *Bursera* y con ello dar argumentos para su conservación. Los cerca de 70 trabajos reportando 269 metabolitos permiten ofrecer un panorama de su quimiodiversidad, entre ello que haya rutas más evidentes que otras, en general el aroma de las resinas y de sus tejidos está predominado por la ruta de los terpenos, mientras que en la proporción no fragante, los lignanos son el grupo más numeroso. Varios de estos estudios están mucho más asociados a la actividad farmacológica que a conocer el significado ecológico de las moléculas.

El análisis de diversidad química permitió señalar que hay moléculas comunes entre las especies, particularmente en resinas y aceites esenciales. Además, hay especies como *B. velutina*, *B. submoniliformis*, *B. morelensis* que pueden ser aprovechadas como proveedoras de resinas debido a la presencia de moléculas comunes con los copales tradicionales. Es importante señalar que este análisis comparativo de quimiodiversidad debería dar mejor resultado cuando pueda realizarse con estudios cuyos métodos de extracción estén uniformizados.

La conservación de las burseras es fundamental, tanto por el valor intrínseco de esa riqueza biológica y cultural, así como por su enorme potencial como fuente de principios activos. La desaparición de estas especies conduciría a la pérdida de una quimiodiversidad potencialmente útil, para que ello no suceda, es necesario plantear estrategias para su uso, conservación, manejo sustentable y protección.

Agradecimiento

Al Instituto de Ciencia, Tecnología e Innovación del Estado de Chiapas por el financiamiento del proyecto Potencial antimicrobiano de los aceites esenciales de frutos de copales y mulatos 2018-2020, en el cual se encuentra incluido este documento. La primera autora agradece el apoyo del CONACYT para sus estudios de posgrado en la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales del Instituto de Ciencias Biológicas de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

Referencias documentales

Acevedo, M., Nuñez, P., González, M., Cardoso, A., Villareal, M. 2015. Cytotoxic and anti-inflammatory activities of *Bursera* species from Mexico. *Clinical Toxicology* 5(1): 1-8.

Anaya-Lang, A. L. 2003. Ecología Química. Plaza y Valdés. Ciudad de México.

Bah, M., Gutiérrez-Avellana, D. M., Mendoza, S., Rodríguez-López, V., Castañeda-Moreno, R. 2014. Chemical constituents and antioxidant activity of extracts obtained from branch bark of *Bursera simaruba. Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 13(6): 527-536.

Balsanelli, A. 2017. La comida del otro: el papel del régimen alimenticio en la formación de identidad y alteridad entre los mayas lacandones. *Perifèria* 22(2): 68-90.

Becerra, J. X., Noge, K., Venable, D. L. 2009. Macroevolutionary chemical escalation in an ancient plant-herbivore arm race. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(43): 18062-18066.

Becerra, J., Noge, K., Olivier, S., Venable, D. 2012. The monophyly of *Bursera* and its impact for divergence times of Burseraceae. *Taxon* 61(2): 333-343.

Cáceres-Ferreira, W., Rengifo-Carrillo, M., Rojas, L., Rosquete-Porcar, C. 2019. Chemical composition of essential oils from *B. simaruba* (L.) Sarg. fruits and the resins from three *Bursera* species: *B. simaruba* (L.) Sarg, *B. glabra* Jack and *B. inversa* Daly. *Avances en Química* 14(1): 25-29.

Canales-Martínez, M., Rivera-Yañez, C. R., Salas-Oropeza, J., López, H. R., Jiménez-Estrada, M., Rosas-López, R., Duran, D. A., Flores, C., Hernández, L. B., Rodríguez-Monroy, M. A. 2017. Antimicrobial Activity of *Bursera morelensis* Ramírez Essential Oil. *African Journal Traditional, Complementary and Alternative Medicines* 14(3): 74-82.

Carrera-Martínez, C. A., Rosas-López, R., Rodríguez-Monroy, M. A., Canales-Martínez, M.M, Román-Guerrero, A., Jiménez-Alvarado, R. 2014. Chemical composition and *in vivo* anti-inflammatory activity of *Bursera morelensis* Ramírez essential oil. *Journal of Essential Oil Bearing Plants* 17(5): 758-768.

Carmona, R., Quijano-Celís, C. E., Pino, J. A. 2009. Leaf Oil Composition of *Bursera graveolens* (Kunth) Triana et Planch. *Journal of Essential Oil Research* 21: 387-389.

Case, R. J., Tucker, A. O., Maciarello, M. J., Wheeler, K. A. 2003. Chemistry and ethnobotany of commercial incense copals, copal blanco, copal oro, and copal negro, of North America. *Economic Botany* 57: 189–202.

CONABIO. 2008. Copales, diversidad y cultura. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Cruz-León, A., Salazar-Martínez, L., Campos-Osorno, M. 2006. Antecedentes y actualidad del aprovechamiento del copal en la Sierra de Huahutla, Morelos. *Revista de Geografía Agrícola* 37: 97-115.

Cuellar-Cuellar, A., Ruiz-Reyes, S., Venegas-Casanova, E., Cosavalente-Burgos, K. 2015. Evaluación de la composición química del aceite esencial de las hojas y corteza de *Bursera graveolus* H.B.KTR. & PL. y su efecto en *Leishmania amazonensis* y líneas celulares MCF-7. *Revista Perspectiva* 16(18): 23-30.

Daly D. C., Harley M. M., Martínez-Habibe, M. C., Weeks, A. 2011. Burseraceae. En: Kubitzki, K. (Ed.) The families and genera of vascular plants. Springer, Dordrecht. Pp. 76-104.

DeCarlo A., Dosoky N. S., Satyal P., Sorensen A., Setzer W. N. 2019. The essential oils of the Burseraceae. In: Malik, S. (Ed.) Essential Oil Research. Springer. Switzerland. Pp. 61-45.

De la Cruz-Cañizares, J., Doménech-Carbó, M. T., Gimeno-Adelantado, J. V., Mateo-Castro, R., Bosch-Reig, F. 2005. Study of Burseraceae resins used in binding media and varnishes from artworks by gas chromatography–mass spectrometry and pyrolysis-gas chromatography–mass spectrometry. *Journal of Chromatography A* 1093(1-2): 177-194.

Domínguez, F., Maycotte, P., Acosta-Casique, A., Rodríguez-Rodríguez, S., Moreno, D. A., Ferreres, F., Flores-Alonso, J. C., Delgado-López, M. G., Pérez-Santos, M., Anaya-Ruíz, M. 2018. *Bursera copallifera* extracts have cytotoxic and migration-inhibitory effects in breast cancer cell lines. *Integrative Cancer Therapies* 17 (3): 654-664.

Espinosa, D., Llorente, J., Morrone, J. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography* 33: 1945-1958.

Espinosa-Organista, D. 2020. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. Modelación de la distribución potencial del género *Bursera* (Burseraceae) en México. Versión 1.1. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Occurrence dataset https://doi.org/10.15468/dcxrdz. Consultado via GBIF.org el 24 de febrero del 2021.

Evans, P. H., Becerra, J. X., Lwrence-Venable, D., Bowers, W. S. 2000. Chemical analysis of squirt-gun defense in *Bursera* and counterdefense by chrysomelid beetles. *Journal of Chemical Ecology* 26(3): 745-754

Evans, P. H., Becerra, J. X. 2006. Non-terpenoid essential oils from *Bursera chemapodicta. Flavour and Fragance Journal* 21: 616-618.

Figueroa-Suarez, M. Z., González-Christen, J., Cardoso-Taketa, A. T., Gutiérrez-Villafuerte, M. C., Rodríguez-López, V. 2019. Anti-inflammatory and antihistaminic activity of triterpenoids isolated from *Bursera cuneata* (Schldl.) Engl. *Journal of Ethnopharmacology* 238: 111786.

Fon-Fay, F. M., Pino, J. A., Hernández, I., Rodeiro, I., Fernández, M. D. 2018. Chemical composition and antioxidant activity of *Bursera graveolens* (Kunth) Triana et Planch essential oil from Manabí, Ecuador. *Journal of Essential Oil Research* 31(3): 211-216.

García-Rodríguez, Y., Bravo-Monzón, A., Martínez-Díaz, Y., Torres-Gurrola, G., Espinosa-García, F. J. 2012. Variación fitoquímica defensiva en ecosistemas terrestres- En: Rojas, J. C., Malo, E.A. (Eds.) Temas Selectos en Ecología Química de Insectos. El Colegio de la Frontera Sur. Ciudad de México. Pp. 217-252.

Gigliarelli, G., Becerra, J., Curini, M., Marcotullio, M. C. 2015. Chemical composition and biological activities of fragrant mexican copal (*Bursera* spp.) *Molecules* 20(12): 22383-22394.

Gigliarelli, G., Zadra, C., Cossignani, L., Robles Zepeda, R. E, Rascón-Valenzuela, L. A., Velázquez-Contreras, C. A., Marcotullio, M. 2018. Two new lignans from the resin of *Bursera microphylla* A. gray and their cytotoxic activity. *Natural Product Research* 32(22): 2646-2651.

Guevara-Fefer, P., Muñoz-Ocotero, V., Llanos-Romero, R. E., Zúñiga-Ruiz, B., Cárdenas-Vázquez, R. J., Contreras-Jiménez, J. L., Ocampo-Bautista, F. 2017. Flavonoides de trece especies del género *Bursera* con potencial antioxidante. *Polibotánica* 44: 185-193.

Gómez-Pérez E. T. 2020. Estudio fitoquímico de los aceites esenciales de frutos de *Bursera simaruba* (L.) Sarg. y *Bursera tomentosa* (Jacq.). Tesis de Licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez.

González Esquinca, A. R., De la Cruz Chacón, I., Castro-Moreno, M. 2016. En: Anaya, A. L., Espinosa García, F. J., Reigosa Roger, M. J. Metabolitos Secundarios. (Eds.) Ecología Química y Alelopatía: avances y perspectivas. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Plaza y Valdés Editores. Ciudad de México. Pp. 69-129.

Hernández-Rodríguez, Z. 2019. Asociaciones fenológicas y estacionales de volátiles de las resinas de *Bursera simaruba* (L.) Sarg. y *Bursera tomentosa* (Jacq.) Triana & Planch. Tesis de Maestría. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez,

Hernández de Toledo, F. Historia de las plantas de la Nueva España. 1942. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Versión electrónica en http://www.ibiologia.unam.mx/plantasnuevaespana/historia_de_las_plantas_it1.html

Islam, M. A., Becerra, J. 2011. Comparative analyses of chemical composition in the leaves of three *Bursera* Species and their effect on insect pest. *Journal of Experimental Biosciences* 2(2): 29-34.

Jaramillo-Colorado, B. E., Suarez-López, S., Marrugo-Santander, V. 2019. Volatile chemical composition of essential oil from *Bursera graveolens* (Kunth) Triana & Planch and their fumigant and repellent activities. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 41: 46822.

Junor, G. A., Porter R. B. R., Yee T. H. 2008a. The leaves, bark and fruits of *Bursera simaruba* (L.) Sarg. from Jamaica. *Journal of Essential Oil Research* 20(5): 426-429.

Junor, G. A., Porter, R. B. R, Yee, T. H., Williams, L. A. D. 2008b. Chemical composition and insecticidal activity of the essential oils from *Bursera hollickii* (Britton) found in Jamaica. *Journal of Essential Oil Research* 20(6): 560-565.

Junor, G. A., Porter, R. B. R., Yee, T. H. 2010a. Chemical composition of essential oils from the aerial parts of Jamaican *Bursera lunanii* Spreng. *Journal of Essential Oil Research* 22(6): 602-605.

Junor, G.A, Porter, R. B. R., Yee, T. H., Waugh, T. 2010b. The volatile constituents from the leaves, bark and fruits of *Bursera aromatica* (Proctor) found in Jamaica. *Journal of Essential Oil Research* 22(1): 19-22.

Langenheim, J. H. 2003. Plant resins. Chemistry, evolution, ecology and ethnobotany. Timber Press Inc. Hong Kong.

Leyva, M. A., Martínez, J. R., Stashenko, E. E. 2007. Composición química del aceite esencial de hojas y tallos de *Bursera graveolens* (Burseraceae) de Colombia. *Scientia et Technica* 33: 201-202.

Lucero-Gómez, P., Mathe, C., Vieillescazes, C., Bucio, L., Belio, I., Vega, R. 2014. Analysis of Mexican reference standards for *Bursera* spp. resins by Gas Chromatography–Mass Spectrometry and application to archaeological objects. *Journal of Archaeological Science* 41: 679-690.

Luján-Hidalgo, M. C., Gutiérrez-Miceli, F. A., Ventura-Canseco, L. M. C., Dendooven, L., Mendoza-López, M. R., Cruz-Sánchez, S., García-Barradas, O., Abud-Archilla, M. 2012. Composición química y actividad antimicrobiana de los aceites esenciales de hojas de *Bursera graveolens* y *Taxodium mucronatum* de Chiapas, México. *Gayana Botanica* 69: 7-14

Manzano-Santana, P., Miranda, M., Gutiérrez, Y., García, G., Orellana, T., Orellana, A. 2009. Efecto antiinflamatorio y composición química del aceite de ramas de *Bursera graveolens* Triana & Planch. (palo santo) de Ecuador. *Revista Cubana de Plantas Medicinales* 14(3): 45-53.

Marcotullio, M. C., Curini, M., Becerra, J. X. 2018. An ethnopharmacological, phytochemical and pharmacological review on lignans from mexican *Bursera* spp. *Molecules* 23(8): 1976.

Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas, Fondo de Cultura Económica. México, Distrito Federal.

McVaugh, R., Rzedowski, J. 1965. Sinopsis del género *Bursera* L. en el oeste de México, con notas sobre el material de *Bursera* recopiladas por Sesse & Mocino. *Kew Bulletin* 18(2): 317.

Messina, F., Curino, M., Di Sano, C., Zadra, C., Gigliarelli, G., Rascón-Valenzuela, L. A., Robles-Zepeda, R. E., Marcotullio, M. C. 2015. Di-

terpenoids and triterpenoids from the resin of *Bursera microphylla* and their cytotoxic activity. *Journal of Natural Products* 78(5):1184-1185.

Montaño, A., Espinosa, D. 2019. Patrones de endemismo en el género *Bursera* (Burseraceae). http://www.conabio.gob.mx/2ep/images/0/02/Cap01_Espinosa_etal_REC_bursera.pdf. Consultado el 4 de diciembre de 2020.

Montúfar-López, A. 2007. Los copales mexicanos y la resina sagrada del Templo Mayor de Tenochtitlan. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, Distrito Federal.

Montúfar-López, A. 2016. Copal de *Bursera bipinnata.* Una resina mesoamericana de uso ritual. *TRACE* 70: 45-77.

Monzote, L., Hill, G. M., Cuellar, A., Scull, R., Setzer, W. N. 2012. Chemical composition and anti-proliferative properties of *Bursera graveolens* essential oil. *Natural Product Communications* 7(11): 1531-1534.

Moreno, J., Rojas, L. B., Aparicio, R., Marcó, L. M., Usubillaga, A. 2010. Chemical composition of the essential oil from the bark *Bursera tomentosa* (Jacq) Triana & Planch. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 9(6): 491- 494.

Muñoz-Acevedo, A., Serrano-Uribe, A., Parra-Navas, X. J., Olivares-Escobar, L. A., Niño-Porras, M. E. 2013. Análisis multivariable y variabilidad química de los metabolitos volátiles presentes en las partes aéreas y la resina de *Bursera graveolens* (Kunth) Triana & Planch. de Soledad (Atlántico, Colombia). *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 12(3): 322-337.

Nakanishi, T., Inatomi, Y., Murata, H., Shigeta, K., Lida, N. Inada, A. Murata J., Pérez-Farrera, M. Linuma M., Tanaka, T., Tajima S., Oku, N. 2005. A new and known cytotoxic aryltetralin- type lignans from steams of *Bursera graveolens*. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 53(2): 229-231.

Noge, K., Becerra, J. 2009. Germacrene D, a common sesquiterpene in the genus *Bursera* (Burseraceae). *Molecules* 14: 5289-5297.

Purata Velarde, S.E. 2008. Uso y manejo de los copales aromáticos: resinas y aceites. CONABIO/RAISES. México, Distrito Federal.

Purata, S., Chibnik, M., Brosi, B., López, A. M. 2004. Figuras de madera de *Bursera glabrifolia* HBK (Engl.) en Oaxaca, México. Productos

forestales, medios de subsistencia y conservación. En: Alexiades, M.N., Shanley P. (Eds.) Estudios de caso sobre sistemas de manejo de productos forestales no maderables. Volumen 3. América Latina. Centro para la Investigación Forestal Internacional (CIFOR), Nueva Delhi. Pp. 415-437.

Ramos-Ordoñez, M., Arizmendi, M., Márquez, J. 2012. The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB PLANTS* 2012: pls027.

Ramma-Murthy, K. S., Chandrasekhara-Reddi, M., Sandhya-Rani, S., Pullaiah, T. 2016. Bioactive principles and biological properties of essential oils of Burseraceae: a review. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* 5(2): 247-258.

Romero-Estrada, A., Maldonado-Magaña, A., González-Chisten, J., Marquin-Bahena, S. L Garduño-Ramírez, M. L., Rodríguez-López, V, Álvarez, L. 2016. Anti-inflammatory and antioxidative effects of six pentacyclic triterpenes isolated from the Mexican copal resin of *Bursera copallifera. BMC Complementary and Alternative Medicine* 16: 422.

Rzedowski, J., Kruse, H. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28: 103-116.

Rzedowski, J., Medina Lemus, R., Calderón de Rzedowski, G. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan (México). *Acta Botanica Mexicana* 66: 23-151.

Sánchez-Monroy, M. B., García-Bores, A. M., Contreras-Jiménez, J. L., Torres, D. E., San Miguel-Chávez, R., Guevara-Fefer, P. 2020a. Biological activity and flavonoid profile of five species of the *Bursera* genus. *Botanical Sciences*, 98(4): 545-553.

Sánchez-Monroy, M. B., León-Rivera, I., Llanos-Romero, R. E., García-Borres, A. M., Guevara-Fefer, P. 2020b. Cytotoxic activity and triterpenes content of nine Mexican species of *Bursera. Natural Product Research* 35: 1-5.

Setzer, W.N. 2014. Leaf and bark essential oil compositions of *Bursera simaruba* from Monteverde, Costa Rica. *American Journal of Essential Oils and Natural Products* 1(3): 34-36.

Sylvestre, M., Longtin, A. P. A., Legault, J. 2007. Volatile leaf constituents and anticancer activity of *Bursera simaruba* (L.) Sarg. essential oil. *Natural Product Communications* 2(12): 1273-1276.

The Plant List, 2013. Burseraceae. The Plant List, a working list of all plant species. www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Burseraceae/. Consultado el 05 de marzo del 2021.

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 2021. Burseraceae http://www.tropicos.org/Name/42000259. Consultado el 02 de marzo del 2021.

Tucker, A. O., Maciarello, M. J., Brown, R. C., Landrum, L. R., Lafferty, D. 2009. Essential Oils from the oleo-gum-resins of elephant tree or torote (*Bursera microphylla* A. Gray, Burseraceae) from Arizona. *Journal of Essential Oil Research* 21(1): 57-58.

Vásquez-Dávila, M. A. 1995. El uso múltiple de *Bursera simaruba* (L.) Sargent en México. En: Vásquez-Dávila, M. A. Recursos vegetales de Oaxaca. Sociedad y Naturaleza en Oaxaca, 2. CONACYT. Pp. 53-60.

Vidal-Gutiérrez, M., Robles-Zepeda, R.E., Vilegas, W., González. Aguilar, G. A., Torres-Moreno, H., López-Ramos, J.C. 2020. Phenolic composition and antioxidant activity of *Bursera microphylla* A. Gray. *Industrial Crops and Products* 152: 112412.

Villa-Ruano, N., Pacheco-Hernández, Y., Becerra-Martínez, E., Zarate-Reyes, J. A., Cruz-Duran, R. 2018. Chemical profile and pharmacological effects of the resin and essential oil from *Bursera schlechtendalii*: A medicinal "copal tree" of southern Mexico. *Fitoterapia* 128: 86-92.

Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.

Weeks, A., Daly, D. C., Simpson, B. B. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 85–101.

Wink, M. 2010. Introduction: Biochemistry, physiology and ecological functions of secondary metabolites. In Wink, M. (Ed.) Biochemistry of plant secondary metabolism. Second edition. *Annual Plant Reviews* 40. Wiley-Blackwell- Oxford. Pp. 1-19.

WFO. 2021.: Burseraceae Kunth. Publicado en el Internet;

http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-7000000092. Consultado el 24 Feb 2021

Yukawa, C., Imayoshi, Y., Iwabuchi, H., Komemushi, S., Sawabe, A. 2006. Chemical composition of three extracts of *Bursera graveolens. Flavour and Fragance Journal* 21: 234-238.

Zuñiga, B., Guevara-Fefer, P., Herrera, J., Contreras, J. L., Velasco, L., Pérez, F. J., Esquivel, B. 2005. Chemical composition and anti-inflamatory activity of the volatile fractions from the bark of eight Mexican *Bursera* species. *Planta Medica* 71: 825.

Capítulo 12

El chicozapote (*Manilkara zapota* (L.) P. Royen): más que un fruto mesoamericano

Yesica Guadalupe Acero-Cruz[1*] y Lorena Mercedes Luna-Cazáres[1]

Resumen

Las regiones tropicales de América y del mundo albergan gran variedad de especies que han sido empleadas a lo largo del tiempo con diferentes fines, entre ellos el alimentario y el medicinal. En México, destacan varias especies de la familia Sapotaceae, las que desde la época prehispánica se empleaban por diversas etnias con fines muy variados, así los mayas utilizaban el chicozapote (*Manilkara zapota* (L.) P. Royen) no solo por sus frutos de delicado y dulce sabor, sino que también usaban el látex como goma que masticaban, asimismo empleaban las hojas, la corteza y las semillas con fines medicinales. En la actualidad en diferentes localidades no solo de la República mexicana sino de países de América y el Caribe su empleo persiste en diferentes ámbitos, pero mayormente el látex (chicle), como alimento y en la medicina herbolaria para tratar enfermedades de tipo infeccioso como la diarrea, y también para estabilizar la presión, padecimiento clasificado como crónico. Este último aspecto del chicozapote es de gran relevancia, de-

[1] Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal. Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte 1150. Col. Lajas Maciel. C.P. 29035. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
[*] Autora para correspondencia: yesica.acero@e.unicach.mx

bido a que en las últimas décadas han aumentado las investigaciones en la búsqueda de compuestos químicos producidos por las plantas ya que son capaces de producir cientos de ellos denominados metabolitos secundarios que despliegan su acción biológica sobre microorganismos como hongos, parásitos y bacterias. Por ello, la importancia de las investigaciones sobre plantas empleadas como remedios ya que varias de las moléculas químicas que producen tienen potencial para ser utilizadas como nuevos fármacos o biotecnológicamente para desarrollarlos.

Palabras clave: metabolitos secundarios, Sapotaceae, uso medicinal.

Introducción

Los árboles y arbustos de la familia Sapotaceae Juss. son plantas con flores y vasos laticíferos que secretan látex que es un jugo espeso de aspecto lechoso que al estar expuesto al aire se coagula, es producido en corteza, tallos, pecíolos y los frutos. Estas plantas se distribuyen a nivel mundial, aunque la mayoría de las especies se encuentran principalmente en los trópicos y subtrópicos en América (alrededor de 400), África (cerca de 350) y otras tantas en Asia tropical (León, 1968; González Carranza, 2005). Son pocos los géneros de regiones áridas o semiáridas (Newman, 2008). De acuerdo con The Plant List (2013) son 58 los géneros registrados que incluyen más de 1,200 especies (Bartish *et al*., 2005). En México se reportan 5 géneros y 38 especies (Newman, 2008).

Es necesario señalar que la delimitación de los géneros de la familia ha sido muy controvertida, por lo que se realizan reacomodos con frecuencia por lo que tanto los géneros como las especies sufren modificación en su ubicación taxonómica (Newman, 2008).

Las Sapotaceás poseen importancia ecológica y económica por su látex y por las semillas de algunas especies como *Vitellaria paradoxa* de las que se obtiene karité que se utiliza para cocinar, elaborar jabones y cosméticos, o *Argania spinosa* (sin *Sideroxylon spinosum*) de la que se extrae el aceite de argán que también se consume y se utiliza en cosmética (Ohlsen, 2020). Son varias las especies que producen frutos comestibles y que son apreciadas en los lugares donde crecen y/o cultivan por

sus frutos dulces y de textura suave, entre ellas están el *zapote* americano *Pouteria sapota* (mamey sapote), *Pouteria campechiana* (*zapote* amarillo o canistel), *Chrysophyllum cainito* (caimito) y *Manilkara zapota* (chicozapote), de este último en México se obtiene la goma de mascar natural (Baky *et al.*, 2016; Carranza González, 2005).

Manilkara zapota: chicozapote

México se caracteriza por su diversidad de culturas y riqueza de recursos fitogenéticos, muchos de los cuales fueron documentados por los cronistas de la época colonial, entre ellos figura el chicozapote, especie ampliamente apreciada por los náhuatl y los mayas, el nombre en náhuatl es *xicotzápotl* por la relación con el *xicotli*, el insecto que lo poliniza; por tanto es una planta utilizada desde la época prehispánica ya que de la corteza del árbol se extrae el látex, al que los mayas llamaban *sicte*, que es justo el término maya de donde viene el nombre de chicle. Se hace referencia al amplio uso que tenían los mayas de la especie, ya que ahora es posible observar todavía muchos árboles creciendo cerca de los sitios arqueológicos, ello posiblemente significa que se plantaban junto a las ciudades debido a que también eran empleados para construir dinteles de las puertas, su madera es tan dura que todavía es posible encontrarlos en construcciones prehispánicas (Pallares, 1995).

El conocimiento que se tiene sobre el chicozapote refleja el sentido de pertenencia de algunas comunidades, tal es el caso de los mayas-chontales en Tabasco donde la cultura popular manifiesta la forma en que este árbol se relacionaba con la selva antes de la conquista, en esta cosmogonía Yumil Kax (dueña del bosque) se alimentaba de la “leche” de los árboles, principalmente de la leche del chicozapote que brotaba cuando los árboles eran heridos por el pájaro carpintero (Vadillo, 2001).

El chicozapote sigue siendo cultivado en la selva debido a la extracción del látex, pero además en los huertos familiares porque también tiene importancia medicinal, ornamental y maderable (Meghala *et al.*, 2005). Actualmente, la mayor parte del chicle en México proviene de los estados de Quintana Roo y Campeche (Aldrete y Ramírez, 2005),

así las poblaciones de estos árboles se encuentran tanto silvestres como cultivadas.

Es una planta cuyo origen se ubica en Mesoamérica, específicamente del sureste del País y Centroamérica, región en la que una vez, existieron grandes poblaciones de esta especie (Brito y Narain, 2002). En la época Colonial los españoles la llevaron a Filipinas, de donde se extendió a Asia, ahora se encuentra ampliamente cultivada en otros países como Blangladesh, India, Tailandia, Camboia, Sri Lanka, Indonesia, Malasia y Estados Unidos (Kishore y Mahanti, 2016; Ganjyal *et al*., 2003). Debido a su naturaleza resistente y su capacidad para prosperar en diferentes condiciones climáticas y de suelo, se está convirtiendo en un cultivo comercial en muchos países tropicales (Bal, 1997). Crece a una altitud que va desde el nivel del mar hasta los 800 m.s.n.m (Pennington y Sarukhán, 1998).

El fruto se conoce con nombres vernáculos muy diversos, entre ellos chicle, zapotillo, chico, sapotilla, sapota (*Gispert et al*., 2002) y chicozapote, que parece ser el nombre más utilizado en toda su área de distribución, y nombres en lenguas indígenas como *guela-china* (zapoteco, Oaxaca); *ja'as (tseltal* y *tojol-ab'al*, Chiapas); *jiga* (zoque, Chiapas); *licsujacat* (totonaco, Veracruz); *mo-ta*, *ta-nich* (chinanteco, Oaxaca); *sak-yá* (maya, Yucatán); *jega* (popoluca, Puebla) y s*aya* (maya, Yucatán), por mencionar algunos en diversos idiomas, lo anterior desmuestra que es una planta muy conocida desde hace mucho tiempo porque tiene asignado un nombre específico (Martínez, 1979). Es apreciado por su sabor y se emplea para el tratamiento de enfermedades de diversa índole (Banerjee *et al*., 2014) aunque de forma local ha sido utilizado desde la época precolombina (Arrivillaga, 1997) formando parte incluso de la cosmovisión de algunas culturas (Vadillo, 2001).

Características generales

Son árboles cuyas raíces no son del tipo contrafuerte, su corteza posee un color de gris claro a pardo oscuro y con la corteza interna color rosa-rojo y con presencia abundante de látex blanco en cortezas y hojas, sus frutos son ovoides color café pardo y con la piel que lo recubre de

textura firme, cuando el fruto aún está inmaduro tiene una gran cantidad de látex, mismo que disminuye conforme el fruto va alcanzando la madurez alcanzando una talla de hasta 8 cm, con un número de semillas comprimidas lateralmente que es variable de 2-10; su pulpa es muy dulce, de textura granulosa y de color naranja pardo, posee flores pequeñas y solitarias de color blanco-verdoso o crema (figura 1) (Flora Mesoamericana, 2020; Kishore y Mahanti, 2016).

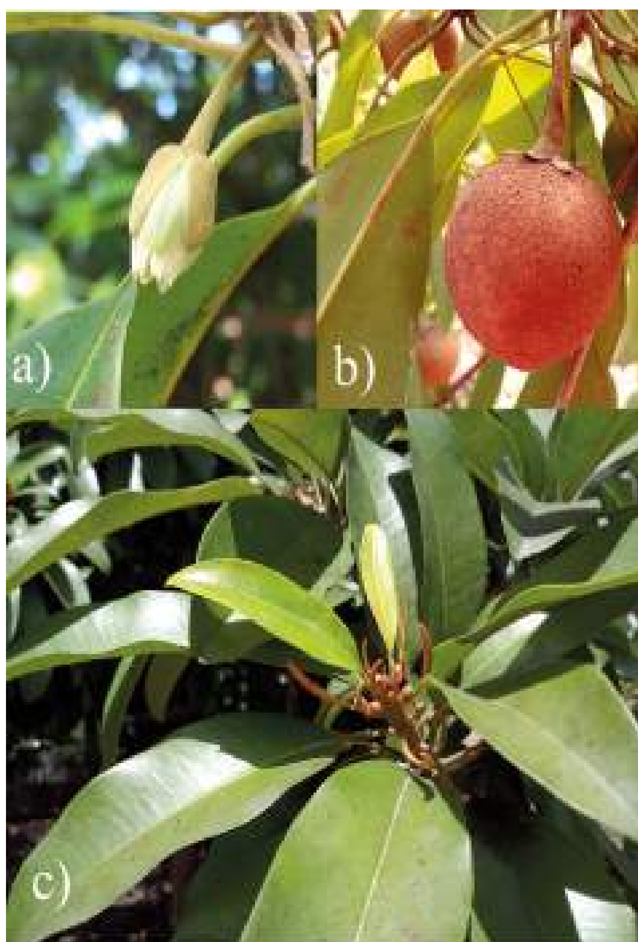


Figura 1. Chicozapote. a) flor; b) fruto en proceso de maduración; c) hojas nuevas.

Es una especie cuyo nombre científico tiene muchas sinonimias, entre ellas *Achras sapota* L.; *Achras zapota* L. var. zapotilla Jacq.; *Achras zapotilla* Nutt.; *Achras mammosa* L.; *Manilkara achras* (Miller) Fosberg; *Manilkara zapotilla* (Jacq.) Gilly; *Sapota zapotilla* (Jacq.) Coville; *Sapota achras* Miller and *Sapota zapotilla* (Coville) (Peiris, 2007), lo que no es extraño ya que como se anotó antes existen muchas modificaciones en la taxonomía de las especies de la familia Sapotacea.

Distribución geográfica

M. zapota es un árbol siempre verde (Moore y Stearn, 1967) que se extiende desde el sur de México, Belice, a través de Centroamérica, hasta Venezuela, Colombia y Brasil (Flora Mesoamericana, 2020; Villegas-Gómez, 2016). En la república mexicana, en la vertiente del Golfo, probablemente silvestre, desde San Luis Potosí y el norte de Veracruz y Puebla, hasta el norte de Chiapas y la selva Lacandona, y en la península de Yucatán; en el Pacífico en el istmo de Tehuantepec y la costa de Chiapas (Pennington y Sarukhán, 2005). En el estado de Nayarit es una especie introducida (Arrieta-Ramos *et al.*, 2020).

Resultados

Usos

Su madera rojiza con rayas irregulares, paralelas y coloreadas de un tono más oscuro, es compacta y durable, y aunque no se comercialice de forma extensiva, si se emplea en la carpintería, de hecho en el pasado solían hacer estaquitas con la madera del chicozapote para clavar cajoncitos en lugar de emplear clavos (Fernández y Jiménez, 1867), actualmente se emplea en la fabricación de dinteles, vigas, durmientes, columnas, armazones de barcos, muebles de lujo, casas habitación y pisos; aunque en diversas ruinas mayas y aztecas la madera que se empleó se conserva aún después del tiempo transcurrido (Gispert *et al.*, 2002; Vargas *et al.*, 2008).

Antes y ahora, se extrae el látex de la corteza para fabricar chicle, éste contiene del 20 al 40 % de goma, la cual se utiliza para fabricar goma de mascar, para obtener este producto el árbol se sangra cada dos o tres años (Uribe, 1876; Aldrete *et al*., 2005); de hecho tal como lo menciona Pérez (2014) el látex es todavía una de las pocas exportaciones forestales no maderables cuyo aprovechamiento genera importantes divisas para México; existen reportes de que los indígenas mayas obtenían la resina mediante procedimientos ancestrales para preparar barras blancas que posteriormente envolvían en hojas de maíz con la finalidad de endurecerlas (Pérez, 2014), no obstante, su exportación comenzó hasta el siglo XIX cuando una marca estadounidense lo mezcló con endulzantes y saborizantes presentándolo en forma de tablillas y pastillas (Vargas *et al*., 2008).

Además de masticar el látex (chicle), éste fue empleado por los aztecas con fines higiénicos, empleándose para obturar dientes cariados y realizar limpiezas bucales (Instituto Médico Nacional, 1895; Pérez, 2014). En el siglo pasado algunos chicleros que eran picados por larvas de "colmoyote" (miasis cutánea, zoonosis producida por la infestación o invasión de tejidos vivos por larvas de moscas), usaban la resina del chicle para asfixiar la larva y obligarla a salir de la epidermis (Arrivillaga, 1997; Guerrero-Zulueta, 2016); además de este árbol se obtiene un plástico transparente el cual se aprovechaba en la fabricación de películas (Irigoyen, 2005).

Cabe resaltar que los frutos maduros del chicozapote además de ser apreciados por su sabor se utilizan en mezclas de mermeladas de frutas (Thomas, 1809), además de resultar ser una fuente valiosa de material crudo para la industria de glucosa, pectina y jaleas naturales (Ganjyal *et al*., 2003), así conjuntamente a su sabor dulce, posee un alto contenido de compuestos del tipo fenólico por lo que es comúnmente empleado en la industria de bebidas asiáticas (Akhtar *et al*., 2017), en donde ha tenido bastante éxito por su alto contenido de azúcares, proteínas, ácido ascórbico, carotenoides y minerales como el hierro, cobre, zinc, calcio y potasio (Kulkarni *et al*., 2007).

El conocimiento y empleo de la vegetación de muchas culturas alrededor del mundo han permitido utilizarla como remedio para tratar

enfermedades no sólo de tipo infeccioso. Por tanto, el uso de diversas estructuras botánicas, incluyendo su fruto se utilizan en la medicina herbolaria de los diversos países en los que crece. El fruto de *M. zapota* se ha utilizado en la medicina tradicional de muchas culturas (Lim, 2013). De forma inmadura tiene un alto contenido de taninos y cuando se hierven se pueden utilizar para tratar la diarrea, aunque también se ha informado que las infusiones de la fruta joven alivian las molestias pulmonares (Kulkarni *et al*., 2007; Peiris, 2007).

Otra de las estructuras empleadas son las semillas, aunque se hacen muchas advertencias al respecto ya que son tóxicas, en Colombia se preparaban en forma de horchata y eran endulzadas para emplearlas contra los cálculos de la vejiga y la inflamación de los riñones (Cortés, 1897); en México estas mismas estructuras eran descortezadas y se utilizaban por sus propiedades diuréticas, además se emplearlas en disurias, estangurrias y enfermedades semejantes, administrándolas en forma de emulsiones (Academia Médico-Quirúrgica, 1832); en Jamaica para el fortalecimiento del estómago se recomendaba su consumo en forma de emulsión (Thomas, 1809); en Brasil las semillas eran consumidas en forma de cocimiento, baños e inyecciones en el tratamiento contra la debilidad del sistema urinario, disuria y catarro (Philipp, 1854). Es importante mencionar que sus semillas y hojas contienen suficiente ácido cianhídrico para ser tóxicas (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2018)

Al chicozapote se le atribuye efecto medicinal contra la disentería y la diarrea, cabe resaltar que en México y Brasil la cocción de la corteza como agua de tiempo es recomendada para tratar la disentería, para disminuir la fiebre y en el tratamiento contra la diarrea también en Bangladesh (Ganguly *et al*., 2016; Jiménez, 2011; Oliva, 1853; Philipp, 1854), en Cuba las propiedades astringentes de su corteza se han aprovechado para el tratamiento de varias heridas, mientras que su látex hecho polvo y preparado a manera de rapé se utilizaba para detener las hemorragias nasales, en esta misma región las hojas se consumían en forma de decocción para tratar las inflamaciones de la garganta (Fernández y Jiménez, 1867), aunque los fines medicinales reportados en Guatemala no son claros, en la región conocida como El Gran Petén el chicozapote

resulta ser el árbol más abundante, encontrándose hasta más de 30 árboles por Ha (Vargas *et al.*, 2008).

Metabolitos secundarios

Las plantas producen una gran cantidad de compuestos químicos de bajo peso molecular conocidos como Metabolitos Secundarios (MS) (Wallace, 2004), éstos realizan importantes funciones ecológicas al servirles como mecanismos de defensa contra herbívoros (Wink, 2004), atracción de polinizadores (Stashenko y Martínez, 2018), dispersores de semillas (Anaya, 2003) e incluso en la protección contra patógenos microbianos (Sepúlveda-Jiménez, 2004), por lo anterior los MS han sido empleados desde tiempos inmemoriales para tratar diversos padecimientos que atacan a la humanidad (Abu *et al.*, 2011; Mewara *et al.*, 2017).

Metabolismo secundario en M. zapota. El chicozapote, como la mayoría de los cultivos perennes, contiene altos niveles de polisacáridos, polifenoles, saponinas, algunos pigmentos y otros metabolitos secundarios, los cuales permiten que este árbol se pueda utilizar en la medicina tradicional para tratar diversos malestares como la tos y la fiebre dado su efecto antibiótico y antimicrobiano, además de su alto potencial antioxidante lo que le otorga propiedades como posible antiviral, antiinflamatorio, anticancerígeno y antimutagénico (Chanda y Nagani, 2010).

Para el caso particular de esta especie son varios los estudios en que se ha analizado el contenido de compuestos que posee, así como su actividad biológica frente a diversos microorganismos; reportándose un contenido de glicósidos cianogénicos, fenoles y terpenos en el látex (Mahajan y Badgujar, 2008), en semillas y dependiendo del solvente con el que se efectuó la extracción varía desde fenoles, esteroides, glicósidos y saponinas en extractos metanólicos; esteroides, glicósidos y saponinas en los de cloroformo en tanto que en acetona se incluyen alcaloides, flavonoides y taninos (Mohanapriya *et al.*, 2014).

Sapotaceae es una familia de plantas con flores que tal como se mencionó posee una amplia gama de componentes químicos como saponinas, flavonoides y compuestos polifenólicos. Los compuestos fenólicos se encuentran ampliamente distribuidos en el reino vegetal y tienen

varias actividades biológicas por lo que son ampliamente utilizados como agentes antimicrobianos en las industrias farmacéuticas, cosméticas y alimenticias por lo que su toxicidad y efectos farmacológicos siguen siendo muy estudiados (Merkl *et al*., 2010) empleados como antiinflamatorio, antioxidante, bactericida, bacteriostático, antifúngico, antidiabético y antiulceroso. Conviene mencionar que esta revisión se centra en los compuestos fenólicos identificados en esta especie, mencionando además su actividad biológica.

En esta especie el contenido de compuestos fenólicos es variado, encontrándose diferencias de acuerdo a la estructura evaluada, Mathew y Lakshminarayana (1969) identificaron un total de 16 fenoles del fruto inmaduro del chicozapote, los fenoles simples fueron identificados como las formas cis y trans del ácido clorogénico, ácido gálico, catequina, leucocianida; en tanto que las formas poliméricas de protoantocianidas contuvieron leucodelfinidina, leucocianidina y leucopelargonidina y rastros de catequina., Fayek *et al.* (2012) emplearon hojas, logrando aislar un total de cinco compuestos, los cuales corresponden a: acetato de lupeol, ácido oleanólico, apigenin-7-O-α-L-ramnósido, miricetina-3-O-α-L-ramnósido y ácido cafeico; del fruto los compuestos identificados son la quercetina, dihidromiricetina, metilclorogenado, 4-O-ácido-galoilclorogénico, (+)-catequina, (-)- epicatequina, miricitrina, (+)- galocatequina y ácido gálico (Ma *et al*., 2003).

En los ensayos microbiológicos de semillas, los extractos con metanol y acetona han demostrado ser capaces de inhibir el crecimiento de *Shigella flexneri* y *Vibrio chlorae* (Khotari y Seshadri, 2010), aunque al comparar la efectividad de los solventes en los que se llevó la extracción los de acetato de etilo se han marcado como los más eficaces para inhibir el crecimiento microbiano al superar a los de acetona, etanol y agua; no obstante los trabajos de efecto biológico no sólo han incluido bacterias, como son los casos de Ramanuj *et al.* (2012) el cual demostró que el extracto de acetona fue capaz de inhibir el crecimiento del hongo *Malassezia furfur*; y el de Uma *et al.* (2012) quienes trabajaron con *Ralstonia solanacearum*, *Xanthomonas campestris*, *Phytophtora capsici* y con *Pythium aphanidermatum* demostrando que los extractos metanólicos resultaban ser más efectivos que los acuosos.

Son varias las investigaciones que señalan la actividad antimicrobiana de hojas de esta especie, en 2008, Nair y Chanda quienes trabajaron con extractos acuosos y metanólicos, reportaron una clara inhibición del crecimiento de varias bacterias, aclarando que las Gram (-) presentaron una mayor resistencia en comparación con las Gram (+). Por otro lado, Satish *et al.* (2008) quienes evaluaron extractos acuosos de hojas, señalan actividad antimicrobiana al probar dichos extractos frente a 13 bacterias. Por su parte Kaneria *et al.* (2009) probaron la actividad antimicrobiana de esta misma estructura demostrando su efectividad para combatir cinco bacterias: *Bacillus subtilis*, *Staphylococcus aureus*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Salmonella typhymurium* y *Enterobacter aerogenes*, siendo *S. aureus* sensible al extracto de éter de petróleo, *B. subtilis* al de acetato de etilo mientras que el metanólico fue capaz de inhibir el crecimiento de todas las bacterias.

Continuando con la evaluación de las hojas, Chanda y Kaneria (2011) señalaron la actividad antimicrobiana utilizando cinco bacterias Gram (+), cinco Gram (-), cuatro hongos, y cinco tipos de extractos, cada uno de los cuales tuvo efectos distintos en las bacterias y hongos empleados; Kaneria y Chanda (2012) al ensayar la actividad antioxidante y antimicrobiana en cinco tipos de extractos, demostraron que los extractos de tolueno y acetato de etilo no poseyeron actividad bactericida, en tanto que los extractos de éter de petróleo, acetona y el acuoso si la tuvieron, aunque cada uno de ellos con capacidad de inhibir diferentes bacterias, además estos autores indicaron la presencia de fenoles y flavonoides en todos los extractos, siendo el extracto de acetona el que tuvo una mayor proporción de fenoles y el de tolueno el menor.

De forma más reciente Banerjee *et al.* (2014) reportaron que el extracto metanólico resultó ser el mejor bactericida al presentar respuesta positiva contra *Escherichia coli*, *Pseudomonas sp.* y *Salmonella typhi*; aunque uno de los estudios más completos resulta ser el de Ganguly y Rahman (2015), quienes al evaluar la actividad citotóxica, antimicrobiana, antioxidante, antihelmíntica y depresiva del sistema nervioso central, lograron demostrar que las hojas de *M. zapota* pueden ser una buena opción ante el tratamiento de cáncer, tumores, estrés oxidativo e infecciones; sus ensayos señalaron que el extracto etanólico y la

fracción de acetato de etilo tuvieron un gran poder de citotoxicidad, en cuanto a su poder antimicrobiano sus ensayos por difusión, señalaron que el extracto crudo de etanol y la fracción de acetato de etilo poseyeron efectos inhibitorios sobre las bacterias, aunque éstos son mínimos.

Analizando árboles de la región chiapaneca resulta importante remarcar el estudio de Guízar-Pérez (2015), quien evaluó árboles del estado de Chiapas, trabajando con extractos acuosos de hojas, cortezas de ramas y troncos en formas secas y frescas, obteniendo para el caso de hojas una alta presencia de fenoles en ambas formas, mientras que en las cortezas son las saponinas, fenoles y alcaloides los que se presentan en gran presencia en dichas formas; conjuntamente su evaluación antimicrobiana señala que *Staphylococcus aureus* resultó ser la especie más sensible y con mejores resultados en las hojas; en tanto que Ekalina *et al.* (2017) quienes investigaron los efectos antimicrobianos de la corteza de esta especie, obtuvieron que el extracto con mejor actividad antimicrobiana resultó ser el metanólico al inhibir el crecimiento de *Bacillus cereus*, *Staphylococcus aureus* y *Shigella flexneri*.

Tal como se demuestra con todos estos estudios, *M. zapota* además de ser una planta de importancia alimenticia y maderable resulta ser una especie importante para combatir el crecimiento de bacterias que causan múltiples enfermedades que atacan al hombre, no obstante, no es posible realizar generalizaciones sobre el comportamiento de esta especie, a pesar de esto si se puede asegurar que el árbol del chicozapote es un árbol único cuyas propiedades de hojas, cortezas, látex, raíces, flores y semillas le permitieron ser un árbol que recibiera reconocimiento en varios países de Latinoamérica y captara la atención de diferentes culturas que lo adoptaron como suyo, logrando con esto convertirse en más que un fruto mesoamericano.

Referencias documentales

Abu, M., Abdul, M., Rowshanul, M., Rezaul, M. 2011. Antimicrobial Investigation on *Manilkara zapota* (L.) P. Royen. *International Journal of Drug Development & Research* 3 (1): 185-190.

Academia Médico-Quirúrgica. 1832. Ensayo para la Materia Médica Mexicana. Oficina del Hospital de S. Pedro a cargo del C. Manuel Buen-Abad. México.

Akhtar, Z., Basri, M., Abdul, E., Ismail, M. 2017. Phytochemical and antioxidant properties of *Manilkaza zapota* (L.) P Royen fruit extracts and its formulation for cosmeceutical application. *Pelagial Research Library* 7 (3): 29-41.

Aldrete, M., Ramírez, G. 2005. Chicle natural: producto que conserva la selva tropical del Gran Petén. En: López, C., Chanfón Kung, S., Segura, G., eds. La riqueza de los bosques mexicanos: más allá de la madera. Experiencias de comunidades rurales. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat) - Centro de Educación y Capacitación para el Desarrollo Sustentable (Cecadesu) - Comisión Nacional Forestal - Programa de Desarrollo Forestal Comunitario (Procymaf II) - Center for International Forestry Research (CIFOR). México.

Arrieta-Ramos, B. G., Villegas-Monter, A., Ruelas-Hernández, P. G., Juárez-Rossete, C. R., Partida-Lucian, K. J. 2020. Variabilidad morfológica de chicozapote de Nayarit, México. *Polibotánica* 48: 93-106.

Arrivillaga, A. 1997. Chicle, chicleros y chiclería. Sobre su historia en el Petén. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas-Centro de Estudios Superiores de México y Centroamérica. En: Anuario 1996 del Centro de Estudios Superiores de México y Centroamérica. México.

Baky, M. H., Kamal, A. M., Mohamed, R. E., Haggag, G. 2016. A Review on phenolic compounds from family Sapotaceae. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* 5 (2): 280-287.

Banerjee, S., Banerjee, R. P., Pradhan, N, K. 2014. A comparative study on antimicrobial activity of leaf extract of five medicinal plants and commonly used antibiotics. American *Journal of Phytomedicine and Clinical Therapeutics* 2 (6): 788-795.

Bal J, S. 1997. Fruit Growing. Kalyani Publishers, Ludhiana, India.

Bartish, I. V., Swenson, U., Munzinger, J., Anderberg, A. A. 2005. Relaciones filogenéticas entre Sapotaceae (Ericales) de Nueva Caledonia: evidencia molecular de polifilia genérica y dispersión repetida. *American Journal of Botany* 92 (4): 663-673.

Brito, E. Sousa de y Narain, N. 2002. Características físicas y químicas del fruto de la zapota en diferentes etapas de maduración. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37 (4): 567-572.

Carranza González, E. 2005. Sapotaceae. Fascículo 132. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán. México.

Chanda, S. V., Nagani, K. V. 2010. Antioxidant capacity of *Manilkara zapota* L. leaves extracts evaluated by four *in vitro* methods. *Nature and Science* 8 (10): 260-266.

Chanda, S., Kaneria. M. 2011. Indian nutraceutical plant leaves as a potential source of natural antimicrobial agents. Science against microbial pathogens: communicating current research and technological advaces. *Fortamatex Microbiology Series* 3 (2): 1251-1259.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2018. *Manilkara zapota*. Consultado el 07 de octubre de 2018. http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/64-sapot4m.pdf.

Cortés, S. 1897. Flora de Colombia Comprende la flora terapéutica, la industrial, el catálogo de los nombres vulgares de las plantas y una introducción geológica. Volumen I. Papelería, Imprenta y Litografía de Samper Matiz. Colombia.

Ekalina, S., Sugita, P., Suparto, I. H. 2017. Antimicrobial activity of quercitin rich methanol fraction of *Manilkara zapota*. *International Journal of Agriculture and Biosciences* 6 (2): 114-119.

Fernandez y Jimenez, J. M. 1867. Tratado de la arboricultura cubana y lleva agregada la de la isla de Pinos y Puerto Rico. Imprenta y taller de encuadernación La Fortuna. La Habana, Cuba.

Fayek, N., Monem, A., Mossa, M., Meselhy, M., Shazly, A. 2012. Chemical and biological study of *Manilkara zapota* (L.) Van Royen leaves (Sapotaceae) cultivated in Egypt. *Pharmacognosy Research* 4 (2): 85-91.

Flora Mesoamerica. 2020. Consultado el 19 de enero de 2020. http://www.tropicos.org/roject/fm.

Ganguly, A., Rahman. A. 2015. Evaluation of the cytotoxic, antimicrobial, antioxidant, anthelmintic and CNS depressant activities of

Manilkara zapota leaf (Sapotaceae). *World Journal of Pharmaceutical Research* 4 (1): 272-283.

Ganguly, A., Al, Z., Kumar, S., Abdur, S. M. 2016. Evaluation of antinociceptive and antidiarrhoeal properties of *Manilkara zapota* leaves in Swiss albino mice. *Pharmaceutical Biology* 54 (8): 1413-1419.

Ganjyal, G. M., Hanna, M. A. Devadattam, D. S. K. 2003. Processing of Sapota (Sapodilla): drying. *Food Engineering and Physical Properties* 68 (2): 517-520.

Gispert, C. M., Rodríguez, G. H., González, A. R. 2002. Los diversos y floridos árboles de los parques de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México. Gobierno del Estado de Chiapas. Chiapas, México.

González Carranza, E. 2005. Sapotaceae. Fascículo 132. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Instituto de Ecología A. C.

Guerrero-Zulueta, A. 2016. Miasis cutánea. *Atención Familiar* 23 (11): 34-35.

Guízar-Pérez, J. P. 2015. Efecto antibacteriano de *Manilkara zapota* (L.) P. Royen (Sapotaceae). Tesis de Licenciatura en Biología. Instituto de Ciencias Biológicas. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

Instituto Médico Nacional. 1895. Catálogo de los Productos que exhibe el Instituto Médico Nacional en la exposición de Coyoacán. Oficina Tipográfica de la Secretaría de Fomento. México.

Irigoyen, J. N. 2005. Guía Técnica del Cultivo del Níspero. Ministerio de Agricultura y Ganadería. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San Salvador, El Salvador.

Jiménez Merino, A. 2011. Herbolaria mexicana. Colegio de Posgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. México.

Kaneria, M., Chanda. S. 2012. Evaluation of antioxidant and antimicrobial properties of *Manilkara zapota* L. (chiku) leaves by sequential soxhlet extraction method. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine* 2 (3): S1526-S1533.

Kaneria, M., Baravalia, Y., Vaghasiya, Y., Chanda, S. 2009. Determination of antibacterial and antioxidant potential of some medicinal plants from Saurashtra Region, India. *Indian Journal of Pharmaceutical Sciences* 71 (4): 406-412.

Khotari, V., Seshadri, S. 2010. In vitro antibacterial activity in seed extracts of *Manilkara zapota*, *Anona squamosa*, and *Tamarindus indica*. *Biological Research* 43 (2): 165-168.

Kishore, K., Mahanti, K. K. 2016. Codification and description of phenological stages of sapota (Manilkara *zapota*) according to the extended BBCH scale. *Scientia Horticulturae* 211: 431-439.

Kulkarni, A. P., Policegoudra, R. S., Aradhya, S. M. 2007. Chemical composition and antioxidant activity of sapota (*Achras sapota* Linn.) fruit. *Journal of Food Biochemistry* 31 (3): 399-414.

León, J. 1968. Fundamentos botánicos de los cultivos tropicales. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la Oc.E.A. San José, Costa Rica.

Lim, T. K. 2013. Edible medicinal and non-medicinal plants. Vol 6. Fruits. Springer. New York.

Ma, J., Luo, Xiao-Dong, Protiva, P., Yang, H., Ma, C., Basile, M. J., Weinstein, I. B., Kennelly, E. J. 2003. Bioactive novel polyphenols from the fruit of *Manilkara zapota* (Sapodilla). *Journal of Natural Products* 66: 983-986.

Mahajan, R. T., Badgujar, S. B. 2008. Phytochemical investigation of some laticiferous plants belonging to Khandesh region of Maharashtra. *Ethnobotanical Leaflets* 12: 1145-1152.

Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México.

Mathew, A. G., Lakshminarayana, S. 1969. Polyphenols of inmature sapota fruit. *Phytochemestry* 8 (2): 507-509.

Meghala, R., Ravishankar, K. V., Anand, L. Rekha, A. 2005. Diversidad genética de cultivares de sapota india (*Manilkara zapota*) caracterizados por marcadores RAPD. *Bioversity International - FAO* 142: 43-46.

Merkl, R., Hrádková, I., Filip, V., Šmidrkal, J. 2010. Antimicrobial and antioxidant properties of phenolic acids alkyl esters. *Czech Journal of Food Sciencies* 28 (4): 275-279.

Mewara, D., Tamakuwala, H., Desai, B. 2017. Antifungal activity and phytochemical screening from leaf extract of *Manilkara zapota* and *Averrhoa carambola. International Journal of Ethnobiology & Ethnomedicine* 3 (1): 1-9.

Mohanapriya, C., Uma, S., Modilal, R. D., Nithyalakshmi, V. 2014. Phytochemical screening and in vitro antioxidant studies on acetone extract of *Manikara zapota* L. seeds. *Pharmaceutical Sciences and Research* 5 (6): 2354-2361.

Moore, H. E., Stearn, W. T. 1967. The identify of *Achras zapota* L. and the names for the Sapodilla and the Sapote. *International Association for Plant Taxonomy* 16 (5): 382-395.

Nair, R. y S. Chanda. 2008. Antimicrobial activity of *Teminalia catappa*, *Manilkara zapota* and *Piper betel* leaf extract. *Indian Journal of Pharmaceutical Sciences* 70 (3): 390-393.

Newman, M. F. 2008. Sapotaceae Juss. Fascículo 57. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Departamento de Botánica. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Ohlsen, D. J. 2020. Sapotaceae. En: Kodela, P. G., editor. Flora of Australia. Australian biological resources study, Department of Agriculture, Water and the Environment: Canberra. Consultado el 09 de noviembre de 2020. https://profiles.ala.org.au/opus/foa/profile/Sapotaceae.

Oliva, L. 1853. Lecciones de farmacología dadas por el catedrático del Ramo en la Universidad de Guadalajara. Tomo I. Tipografía de Rodríguez. México.

Pallares, E. 1995. El árbol del chicle. *Arqueología Mexicana*. 14: 54-57.

Peiris, K. 2007. *Sapodilla Manilkara zapota* L. van Royen. En: Pushpakumara D.K.N.G., Gunasena H.P.M., Singh V.P., editores. Underutilized fruit trees in Sri Lanka. World Agroforestry Centre, South Asia Office, New Delhi, India.

Pennington, T. D., Sarukhán, J. 1998. *Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies.* Fondo de Cultura Económica - UNAM. México, Ciudad de México.

Pennington, T. D., Sarukhán, J. 2005. *Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies.* 2da Edición. Fondo de Cultura Económica - UNAM. México, Ciudad de México.

Pérez, R. A. 2014. El chicle en Quintana Roo: sus caminos y voces. *Cuicuilco* 21 (60): 195-222.

Phillip, M, K. F. 1854. Systema de materia medica vegetal brasileira: contendo o catalogo e classificação de todas as plantas brasileiras conhecidas : os seus nomes em lingua nacional com individuação do modo porque são chamadas nas diversas localidades, a sua nomenclatura botanica, a sua habitação e os seus usos medicinaes, modo porque costumão e podem ser vantajosamente empregadas, e a correspondencia das mesmas plantas com as da materia medica geral: obra utilissima e illustrativa para o exercicio e progresso de qualquer systema medico. Eduardo & Henrique Laemmert. Rio de Janeiro, Brasil.

Ramanuj, K., Bachani, P., Khotari, V. 2012. In vitro antimicrobial activity of certain plant products / seed extracts against multidrug resistant *Propionibacterium acnes*, *Malassezia furfur*, and aflatoxin producing *Aspergillus flavens*. *Research in Pharmacy* 2 (3): 22-31.

Satish, S., Raghavendra, M., Raveesha, K. A. 2008. Evaluation of the antibacterial potential of some plants against human pathogenic bacteria. *Advances in Biological Research* 2 (3-4): 44-48.

Sepúlveda-Jiménez, G. 2004. La participación de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas. *Revista Mexicana de Fitopatología* 21 (3): 355-363.

Stashenko, E. y Martínez. J. R 2018. The expresion of biodiversity in the secondary metabolites of aromatic plants and flowers growing in Colombia. En: *Potential of Essential Oils*. El-Shemy (Ed) pp. 59-85.

The Plant List. 2013. Sapotaceae. Versión 1.1. Consultado el 06 de noviembre de 2020. http://www.theplantlist.org/.

Thomas, D. 1809. The medical assistant, or Jamaica practice of physic: design chiefly for the use of families and plantations. John Lunan. Jamaica.

Uma, T., Mannam, S., Lahoti, J., Devi, K., Kale, R., Bagyaraj. 2012. Biocidal activity of seeds extracts of fruits against soil borne bacterial and fungal plant pathogens. *Journal of Biopesticedes* 5 (1): 103-105.

Uribe, A. 1876. Estudio sobre algunos productos del Chico zapote. Tesis para examen profesional de Farmacia. Escuela Nacional de Medicina. México.

Vadillo, C. 2001. Proceso de occidentalización de los mayas-chontales en la región de laguna de términos, hoy sur de Campeche 1525-1680. Ponencia presentada en el X Congreso de la FIELAC. Rusia.

Vargas, M. L., González, S. A., Escamillas, J. B., Tamayo, J. 2008. Alternativa para la comercialización del chicozapote (*Achras sapota*): Tecnología de los tratamientos mínimos. *Cuarta Época* 23: 644-656.

Villegas-Gómez, D. A. 2016. Usos de chicozapote (*Manilkara zapota*) en México. Tesina para el título de Químico Farmacéutico Industrial. Departamento de Botánica. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. Ciudad de México, México.

Wallace, R. J. 2004. Antimicrobial properties of plant secondary metabolites. *Proceedings of the Nutrition Society* 63 (4): 621-629.

Wink, M. 2004. Phytochemical diversity of secondary metabolites. Enzyclopedia of Plant & Crop Science. Pp. 915-919.

Capítulo 13

Evaluación de dietas con diferente proporción de harina de insectos para incrementar la productividad en crías de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*)

Juan Francisco Alarcón-Henao[1]*, Roberto López-Pozos[1], José Luis Arcos-García[1], Héctor Santiago-Romero[1] e Iván de-la-Cruz-Chacón[1]

Resumen

Resumen

La iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) es una de las 11 especies de iguánidos de México, su distribución abarca la vertiente del pacífico, se le considera endémica y está clasificada bajo la categoría de amenazada en la NOM 059 SEMARNAT 2019. Dentro del territorio mexicano se conserva a la especie bajo el marco legal de las UMA. Uno de los problemas que se debe resolver es la alimentación de las iguanas en cautiverio en su periodo de crecimiento, debido a que no existe una dieta que contenga proteína animal para las etapas de cría y juvenil. En este contexto, el objetivo del trabajo fue probar el efecto de

[1] Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido. Puerto Escondido, Mixtepec, Juquila, Oaxaca, México, CP 71980.

Laboratorio de Fisiología y Química Vegetal. Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte 1150. Col. Lajas Maciel. C.P. 29035. Tuxtla Gutiérrez, México.

*Autor para correspondencia: jufralhe@zicatela.umar.mx

proteínas de diferentes tipos de insectos en el crecimiento de crías de *C. pectinata*. Se usaron cinco dietas isoproteicas (PC= 33%) formuladas con el método cuadrado de Pearson con base en maíz e insectos (grillos, cucarachas, tenebrios y la combinación de las tres especies). La dieta control estuvo considerada con maíz y soya. Se utilizaron crías de iguana negra de 30 días de edad considerando a un individuo como unidad experimental. Se realizaron cuatro repeticiones por tratamiento. A los 106 días, al término del experimento hubo diferencia en los parámetros de crecimiento de la iguana ($P< 0.05$), en el peso de individuos alimentados con grillos (25.1 g) con respecto al control (17.0 g), Longitud hocico cloaca en los individuos alimentados con cucarachas (90 mm) con respecto al control (80 mm). De acuerdo con los resultados se recomienda incluir en las dietas de iguana negra las cucarachas (*Shelfordella tartara*) para mejorar la tasa de crecimiento en iguanas criadas en cautiverio.

Palabras clave: crecimiento, nutrición de reptiles, UMA, *Shelfordella tartara*

Introducción

La iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) pertenece al género más diverso de la familia Iguanidae el cual cuenta con 11 representantes en el territorio mexicano (Liner, 2007). La NOM 059 SEMARNAT 2019 reconoce a la especie como endémica de México, se encuentra desde el norte de Sinaloa hasta el Istmo de Tehuantepec, principalmente en los estados de Durango, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Morelos, Guerrero, Puebla, Oaxaca, Zacatecas y Chiapas (Rojas, 2018).

Habita en las regiones de selva mediana subperennifolia y selva baja caducifolia, que tienen climas Am (clima cálido húmedo con lluvias en verano, con influencia de monzón) y Aw (clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, la temperatura media del mes más frío es superior a 18°C), (Arcos y Pozos, 2009). Desde mayo de 1994 se considera como especie amenazada debido a su prolongada explotación (fuente de carne, usos medicinales, bisutería, adornos y mascota) y la destrucción de su hábitat (Arcos *et al*., 2002; Medina *et al*., 2004; Rueda *et al*., 2004).

A manera de protección y conservación de la especie se han establecido Unidades de Manejo para la Conservación de Vida Silvestre (UMA), donde su objetivo fue pensado para la promoción de esquemas alternativos de producción y conservación compatibles con el cuidado del ambiente. Asimismo, se busca crear oportunidades de aprovechamiento que fueran complementarias con otras actividades productivas convencionales como, la agricultura, la ganadería y la silvicultura (SEMARNAT, 2012).

En el caso de las UMA enfocadas al crecimiento de iguanas, tuvieron varios tropiezos en sus inicios, debido a que basaron sus diseños en criaderos existentes, lo cual provocó errores (fugas, heridas y bajas en las poblaciones) en la crianza de los ejemplares (Casiano, 2007). No obstante, la experiencia obtenida es importante ya que ahora es posible la crianza de iguana si se considera un plan de manejo con técnicas apropiadas, el tamaño y la calidad del hábitat adecuados, juntamente con el conocimiento de los hábitos y necesidades que requiere la especie para llevar a cabo su reproducción, crecimiento y sobrevivencia. (Leyequien *et al*., 2006; Morales, 2007).

Dentro de los criaderos, una de las necesidades a cubrir recae en el alimento ofrecido a la iguana negra que repercute en el crecimiento y desarrollo de la especie (Arcos-García *et al*., 2002). Se sabe que las crías de *C. pectinata* presentan una alimentación totalmente insectívora en la naturaleza (Valenzuela, 1981; Casas, 1982). Sin embargo, los estudios realizados por Barajas y Ortega (1998); Arcos *et al*., (2005); y Arcos *et al*., (2007) incluyen: concentrado para conejos y aves (Arcos *et al*., 2005; Rueda *et al*., 2005), vegetales: tulipacho (*Hibiscus sp*), coliflor (*Brassica oleracea*), alfalfa, (*Medicago sativa*) y jitomate (*Lycopersicum esculentum*), e insectos: grillos (familia Gryllidae), chapulines (Familia Tettigoniidae), larvas de mariposa (Familia: Papilionidae) y pupa de mosco (*Notonecta unifasciata*).

Aunque se ha probado el uso de insectos dentro de las dietas de iguana negra en cautiverio, estos aún no se producen dentro de las instalaciones dedicadas a la crianza y reproducción de iguana negra, por lo tanto, el presente trabajo incluyó la crianza de insectos para la

elaboración de dietas. Bajo este contexto se llevó a cabo la crianza de tres especies comerciales de insectos (Grillo *Acheta domestica*, Larva de tenebrio *Tenebrio molitor* y cucaracha runner *Shelfordella tartara*), donde se consideraron sus ciclos de vida realizando un modelo conceptual de producción, donde se identificaron los componentes de cada etapa que se realizó dentro del cuarto de crianza (figura 1).

Las etapas que se cubrieron durante la crianza de insectos fueron:

1. Alimentación del pie de cría y de las unidades experimentales (UE).
2. Escape de los individuos pertenecientes al pie de cría y la progenie.
3. Revisión y selección de huevecillos, ootecas y pupas.
4. Limpieza del pie de cría y de UE, además de controlar el ingreso al cuarto de crianza de organismos ajenos al proyecto.
5. Liofilización y almacenamiento de harina de insectos.

Con la obtención de la harina de insectos se formularon dietas que promovieron el crecimiento en las iguanas. Cada dieta fue ofrecida en materia seca y molida dentro de comederos individuales.

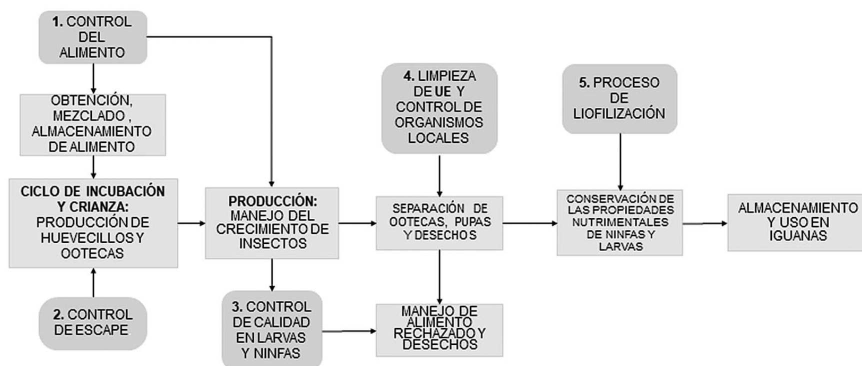


Figura 1. Diagrama para la producción de insectos en peso vivo y de harina de insectos (elaboración propia).

Métodos

Localización

La presente investigación se realizó en las instalaciones del centro de Conservación y Reproducción de Iguanas de la Universidad del Mar (CECOREI-UMAR; 15° 55' 23.1" N, 97° 09' 05" O; 12 msnm), localizado en el kilómetro 128.1 de la carretera federal Pinotepa Nacional-Puerto Escondido (Pinacho, 2008). El clima predominante fue Aw, según la clasificación de Köppen en Trejo (2004), que corresponde a cálido subhúmedo con lluvias en verano, la precipitación anual varía de 731.9 a 2 054 mm con un rango de temperaturas entre 24 y 26°C.

Duración del experimento

La duración del experimento fue de 14 meses en dos fases: La fase de instalación de criadero y producción de insectos (ocho meses), la fase de alimentación de crías de iguana negra con dietas a base de harina de insectos (seis meses).

Fase 1: Instalación de criadero y producción de insectos

1. Adecuación y limpieza del cuarto experimental, el cual tiene las siguientes medidas: 3.91 m de largo x 2.85 m de ancho x 5.50 m de altura (61.28 m^3) perteneciente a la zona de incubación de huevos de iguana del CECOREI-UMAR.
2. Adecuación de dos estructuras metálicas con repisas de las siguientes dimensiones: 1.64m de largo x 0.58 m de ancho x 2.19 m de alto, para la colocación de los criaderos de insectos.

Variables de producción para los insectos

- Producción de insectos

Se realizó la crianza de insectos durante ocho meses incluyendo dos periodos, el primero de acostumbramiento, producción en peso vivo y

harina, el segundo fue el uso de la harina de insectos para la elaboración de dietas (Echávarri, 2013; Dzamba, 2014) mientras se continuó con la producción de insectos.

- Alimentación

Se prepararon cuatro kilogramos de dieta común para las tres especies de insectos, considerando las recomendaciones de Bruse *et al.* (2004), en base húmeda: zanahoria, guayaba, manzana roja, leche en polvo, salvado de trigo, levadura, croquetas para perro.

El control de la alimentación se llevó a cabo cada tercer día de manera vespertina buscando ofrecer cantidades fijas a los reproductores y progenie según la especie basado en la metodología de Church y Pond (1987).

1. Producción de grillos (*Acheta domestica*):

Se utilizó una caja cúbica de 50.15 dm^3 como unidad experimental que conformó a los reproductores; además de cuatro recipientes plásticos cilíndricos de 25.98 dm^3 como unidades de crianza. En todas las unidades se consideraron la disposición de hueveras de manera vertical con la finalidad de que las excretas cayeran al suelo y se secarán naturalmente. En la unidad reproductora, se dispusieron en cada extremo tapas plásticas de 0.039 dm^3 con gasa húmeda las cuales fungieron de doble propósito: bebedero y nido. Además, se incluyeron comederos plásticos de 16 cm^3 donde se colocó la dieta. Todas las tapas pertenecientes a las unidades experimentales fueron modificadas con agujeros para ayudar a la circulación del aire.

2. Producción de cucarachas *runners* (*Shelfordella tartara*):

Se usaron cuatro cubetas de 20.0 dm^3, que fueron lavadas y desinfectadas. Para la nidificación, se utilizaron hueveras cortadas en el interior de las cubetas, las cuales proporcionaron escondite y un lugar adecuado de ovoposición. Asimismo, se colocaron tapas plásticas alimenticias de 0.039 dm^3. Para evitar fugas por parte de las crías se aplicó una capa de cinta de aislar alrededor del perímetro interior de los recipientes cilíndricos. Por último, todas las tapas pertenecientes a las unidades experimentales fueron agujeradas de tal forma que el aire pudiese circular.

3. Producción de *Tenebrio molitor:*

La unidad reproductora de escarabajos tenía una superficie de 3.40 dm^3, en su interior contaba con: una huevera recortada, una capa de aproximadamente un centímetro de hojuelas de avena la cual fungió como sustrato incubador para los huevecillos los cuales cayeron por gravedad al momento de la ovoposición de las hembras, se colocó un plato plástico de 0.02 dm^3 para su alimentación. En el caso de las unidades experimentales se trabajó con recipientes plásticos de forma cúbica de 9.438 dm^3 los cuales también contaron con una capa de un centímetro de hojuelas de avena la cual fungió principalmente como refugio y alimento alternativo para las larvas, mientras que la dieta se ofreció esparcida sobre el sustrato ya descrito. Finalmente, cada tapa de los recipientes fue agujerada en su parte superior para dar paso al intercambio de aire.

Liofilización de la producción de insectos. El procedimiento previo a la congelación en seco fue la maceración de muestras de cada especie de insectos con un mortero. Cada muestra se colocó en vasos precipitados de 120 ml siguiendo la recomendación del manual del equipo. Se liofilizó por 24 horas a una presión 0.180 Bars y -55 °C (Labconco Freezone: Sistema de 2.5 L de secado en frío) en el Laboratorio de Microbiologia CECOREI-UMAR.

Almacenamiento de insectos. Una vez que se obtuvo la harina de los insectos, esta fue pesada y almacenada en bolsas Ziploc por cada especie hasta su utilización en un ultra congelador a -80°C del Laboratorio de Bioquímica y Nutrición CECOREI-UMAR. Según lo recomendado por Józefiak *et al.* (2018).

Fase 2: Selección y alimentación de Iguanas

Selección de crías de iguana negra

Se seleccionaron 20 crías de iguanas de acuerdo con la metodología utilizada por López-Ruvalcaba *et al.* (2012), se utilizaron cuatro ejemplares con pesos homogéneos por tratamiento. El peso de los cinco grupos se determinó usando una balanza granataria (+/- 0.05 g) siendo los si-

guientes; T1: 8.8 g, T2: 9.3 g, T3: 9.0 g, T4: 8.8 g y T5: 9.0 g. La medición de las variables longitud se llevó a cabo con un flexómetro y Vernier.

Jaulas y condiciones ambientales

En el inicio del experimento se utilizaron jaulas donde se albergaron una iguana por encierro seleccionadas con las siguientes medidas 0.50 m x 0.50 m x 0.50 m (representando 0.125 m^3), de rejilla metálica, fueron colocadas sobre la superficie del cuarto experimental, donde se adecuó a manera de piso una lámina plástica para cada jaula, facilitando la limpieza de heces, asimismo se ofreció agua y alimento a libertad todos los días dentro de cada encierro.

Sorteo de dietas

Las dietas fueron sorteadas por medio de la página random.org, la cual aseguró la aleatoriedad de los números por medio del uso de ruido atmosférico. Al inicio se consideró un periodo de acostumbramiento de cinco días al 50% para las dietas a base de insectos.

Tratamientos

Se usaron cinco tratamientos alimenticios con dietas isoproteicas al 33% de proteína cruda, se formularon por medio del método de cuadrado de Pearson, cada tratamiento fue aplicado a cuatro jaulas:

T1: Maíz + soya.
T2: Maíz + cucaracha (*Shelfordella tartara*)
T3: Maíz + grillo (*Acheta domestica*)
T4: Maíz + tenebrio (*Tenebrio molitor*)
T5: Maíz + cucaracha (*S. tartara*) + grillo (*A. domestica*) + tenebrio (*T. molitor*)

Variables para evaluar la productividad en las iguanas

- **Consumo de alimento.** Se aplicó la metodología mencionada por Arcos (2001), donde se pesó diariamente el alimento ofre-

cido y el rechazado. El consumo de alimento se determinó de la diferencia entre el alimento que se ofrece y el que se rechaza.

- **Ganancia diaria de peso.** Se pesó a la iguana al final de cada mes, restando del peso final el peso anterior dividido entre el número de días del mes.
- **Mediciones.** Las mediciones de las iguanas se realizaron a final de cada mes de acuerdo con López-Ruvalcaba (2009), se tomaron en cuenta las siguientes variables:
- **Longitud Total (LT).** Se realizó por medio de una cinta métrica pegada en un costado de una tabla de escribir, se colocaba el ejemplar a medir en posición ventral de tal manera que la parte inferior del hocico estuviera en cero mientras que con una mano se aplanaba suavemente el cuerpo y se estiraba levemente la cola hasta alcanzar a extenderse en su totalidad.
- **Longitud Hocico Cloaca (LHC).** Al terminar la medición de LT, el ejemplar se manipulaba y se colocaba sobre la tabla de manera dorsal manteniéndolo lo más recto posible para proceder la medición del parámetro por medio de un Vernier plástico, la primera punta era colocada sobre el borde del hocico del animal mientras se iba extendiendo la segunda hasta la abertura de la cloaca.
- **Longitud de cabeza (LC).** Por último, el ejemplar se volvía a tomar en una mano, esta vez buscando inmovilizar con mucho cuidado las extremidades delanteras mientras que con la mano libre se manipulaba el Vernier para realizar la medición de la cabeza colocándose en la parte media de la nariz hasta donde terminaba el cráneo de este.
- **Conversión alimenticia.** Se tomó en cuenta el alimento consumido (g) entre la ganancia de peso (g) de los individuos (Church y Pond, 1987).
- **Análisis estadístico.** Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado con cinco tratamientos y cuatro repeticiones, considerando como control la dieta de maíz + soya. El criterio de tener muestras homogéneas consistió en obtener iguanas de pesos similares. El análisis de varianza se llevó a

cabo por medio del paquete estadístico SAS (Versión, 2010), en caso de encontrar diferencias significativas entre tratamientos se utilizará una prueba de Tukey (Steel y Torrie, 1988).

Resultados

Producción de insectos

Condiciones de las unidades de producción

Las condiciones ambientales fueron monitoreadas dentro del cuarto experimental donde la temperatura promedio fue de 29.5° C, la humedad relativa promedio fue del 81.3% (figura 2) y se proporcionó con un periodo de 24 horas luz proveniente de un foco de luz blanca de 100 Watts con 200 Lumens de intensidad y un ventilador de 110 volts que ayudó a la circulación del aire.

Respecto a las condiciones presentadas en el cuarto de crianza se identificaron contratiempos debido a la presencia de hormigas comunes de la región, las cuales se alimentaban de las mudas, individuos muertos o de las pupas (tenebrio), esto aunado con el alto porcentaje de humedad relativa (entre 63-72%) lo cual repercutió en la producción (cuadro 1, primer periodo). No obstante, la aplicación de vinagre y la utilización de bandejas llenas de agua como método para aislar las unidades experimentales favorecieron la producción de insectos a mediados del primer y todo el segundo periodo (cuadro 2). En cuanto a los tenebrios crecieron hasta la talla deseada, por lo que se recolectaron con cierta periodicidad durante los meses correspondientes a los dos periodos de producción, siendo el total producido de 527.7 g en base húmeda (cuadro 1, segundo periodo). Por último, las ootecas de las cucarachas se recolectaron durante el segundo mes del primer periodo, siendo a comienzos del segundo mes su eclosión, desde entonces diariamente en promedio se separaron 26.5 individuos, teniendo así un conteo de 2 475 individuos los cuales antes de pasar a congelarse necesitaron un mes y medio para alcanzar la talla necesaria por lo cual la producción fue de 100 g en base húmeda (cuadro 1, primer periodo).

Bajo las mismas condiciones la crianza de cucarachas se mantuvo constante bajo las condiciones del área habitacional donde se encontraban las unidades experimentales dando un total de 202 g en base húmeda (cuadro 1, segundo periodo).



Figura 2. Condiciones ambientales dentro del cuarto de crianza en un periodo de seis meses.

Producción mensual de insectos

Durante los meses correspondientes a la producción de insectos se estimó la producción en peso húmedo de una unidad experimental por especie (cuadro 2). De igual manera, al final de cada mes se estimó el promedio de harina que se resultaba de la liofilización. Durante la fase 1 se dio seguimiento a una unidad experimental estimando su cantidad final a los seis meses (cuadro 2).

La producción mensual en peso vivo (cuadro 3), de tenebrios y cucarachas fue constante durante los dos periodos experimentales logrando cubrir la alimentación de las iguanas hasta el final del experimento. De igual manera se notan que las cantidades de insectos producidas fueron en incremento mes con mes, teniendo números superiores en el último mes del segundo periodo para *Tenebrio molitor* (111.5 g), *S. tartara* (64.6 g) y *A. domestica* (47.9 g).

Cuadro 1. Primer y segundo periodo referente a la fase uno. Las cantidades totales para la producción de insectos y harina están resaltadas en negritas

Primer periodo	***A. domestica***	***T. molitor***	***S. tartara***
Pie de cría (g)	22.5	87.5	65
Alimento consumido (g)	409.3	204	142.8
Insectos vivos producidos (g)	0	260	100
Harina de insectos (g)	0	103	30
Segundo periodo	***A. domestica***	***T. molitor***	***S. tartara***
Pie de cría (g)			65
Alimento consumido (g)	900.1	511.3	808.7
Insectos vivos producidos (g)	239.7	267.3	102
Harina de insectos (g)	66.7	94.7	32
Total de insectos vivos producidos (g)	239.7	527.3	202
Total de harina producida (g)	66.7	197.7	62

Cuadro 2. Cantidades (g) producidas (en peso húmedo y harina de insectos) por unidad experimental (UE) durante seis meses de la producción de insectos

Especie	**Peso húmedo Promedio mensual por UE (g)**	**Peso húmedo total en 6 meses (g)**	**Harina de insectos Promedio mensual para UE (g)**	**Harina de insectos total en 6 meses (g)**
T. molitor	13.4	67	4.7	23.5
A.domestica	12	60	3.3	16.5
S. tartara	5.1	25.5	1.6	8

Alimentación

En este caso la alimentación de las unidades experimentales se llevó a cabo cada tercer día (14 días por mes) como fue contemplado desde el comienzo, dentro del cuadro 4, se muestra que los grillos fueron los que más alimento consumieron, seguidos de las cucarachas y por último los tenebrios.

Al final de cada mes la progenie de cada especie de insectos se sometía a un periodo de 24 horas de ayuno para que al momento de ser

liofilizado no se presentarán restos de alimento consumido en la harina tal y como recomiendan Józefiak *et al.* (2018). En el cuadro 5 se presenta los resultados mensuales para cuatro unidades experimentales pertenecientes a las tres especies.

Cuadro 3. Producción en peso vivo de las tres especies de insectos en dos periodos; primer periodo (color gris) y segundo periodo (verde), cada uno subdividido en tres grupos de aproximadamente 30 días

Especies	31	30	31	30	31	31
A.domestica	0	52	45.8	46.2	47.8	47.9
T. molitor	18	43.6	98.4	132.5	123.3	111.5
S. tartara	22.8	20	18.4	35.6	40.6	64.6

Cuadro 4. Consumo de alimento para las tres especies de insectos en dos periodos; primer periodo (color gris) y segundo periodo (verde), cada uno subdividido en tres grupos de aproximadamente 30 días

Especies	31	30	31	30	31	31
A. domestica	104.4	204.6	301	225	240	234
T. molitor	105	113	134.2	140.4	110.7	112
S. tartara	115	220	158.6	175.4	180.5	102

Rendimiento liofilizado

La información presentada en el cuadro 5 fue obtenida a final de cada mes por medio de la producción de insectos por mes (cuadro 3).

El total de la producción de harina correspondiente a las tres especies de insectos por medio del proceso de liofilización se reporta a continuación (cuadro 1 parte inferior) y de manera decreciente, larvas de tenebrio (197.7 g), grillos (66.7 g) y cucarachas (62 g), notándose que, en materia de producción de peso húmedo, producción de harina y alimento consumido *T. molitor* presentó los valores más altos en comparación a las otras dos especies.

Variables de crecimiento en las iguanas

Se presentan los resultados correspondientes a la segunda fase del experimento: peso y medidas de longitud correspondientes a las crías de iguana negra en un periodo de 106 días. Durante este tiempo no se observaron anormalidades dentro de las jaulas de las iguanas, mientras se cumplieron las tareas de recambio de alimento y el retiro de las heces cada cuatro días, al igual que se ofreció agua a libertad todos los días.

Peso de iguanas

Respecto al peso de las iguanas (cuadro 6) al inicio del experimento estas tuvieron un peso promedio de 8.9 g., en los días subsecuentes la variable aumentó en todos los tratamientos de forma sostenida. Las diferencias estadísticas solo fueron notorias al día 106 (F= 4.16, GL= 4, P= 0.04) donde se obtuvieron pesos similares para los tratamientos de maíz + grillo y maíz + cucaracha (25.1 g y 25 g respectivamente) siendo los dos diferentes al ser comparados con el tratamiento (control) de maíz + soya (M + S= 17.7 g).

Cuadro 5. Producción de harina de las tres especies de insectos en dos periodos; primer periodo (color gris) y segundo periodo (verde), cada uno subdividido en tres grupos de aproximadamente 30 días

Especies	31	30	31	30	31	31
A. domestica	0	0	0	18.3	21.4	27
T. molitor	6	14.4	36.4	42.3	47.5	51.1
S. tartara	7.6	5.6	6	11	11.3	20.5

Longitud total

La longitud total (cuadro 7) no mostró diferencias estadísticas entre tratamientos durante el periodo experimental (F= 2.04, GL= 4, P= 0.18).

Cuadro 6. Peso de las crías de iguana negra alimentadas con cinco tratamientos; (M+S): Maíz+Soya, (M+C): Maíz+Cucaracha, (M+G): Maíz+Grillo, (M+T): Maíz+Tenebrio, (M+C+G+T): Maíz+Cucaracha+Grillo+Tenebrio, en un periodo de 106 días

Peso de la iguana (g)					
TRAT	0	18	46	78	106
M+S	8.9	10.5	13.4	14	17.7b
EE	0.12	0.5	0.7	2.1	1.6
M+C	9.3	10.6	14.3	18.8	25a
EE	0.12	0.5	0.7	2.1	1.6
M+G	9	11.2	15.3	22.6	25.1a
EE	0.12	0.5	0.7	2.1	1.6
M+T	8.9	10.8	11.9	16.2	19.1b
EE	0.12	0.5	0.7	2.1	1.6
M+C+G+T	9	10.7	14.4	21.3	20.4ab
EE	0.12	0.5	0.6	1.9	2.9

Se presentan las medias para el peso de los tratamientos; a los tiempos; 0: Inicio, 18: a los 18 días del experimento, 46: a los 46 días del experimento, 78: a los 78 días del experimento y 106: a los 106 días del experimento. EE: Error estándar.

Cuadro 7. Longitud total de las crías de iguana negra alimentadas con cinco tratamientos; (M+S): Maíz+Soya, (M+C): Maíz+Cucaracha, (M+G): Maíz+Grillo, (M+T): Maíz+Tenebrio, (M+C+G+T): Maíz+Cucaracha+Grillo+Tenebrio, en un periodo de 106 días

Longitud total (mm)					
TRAT	0	18	46	78	106
M+S	233.3	253	278.7	289.3	289
EE	10.5	11.0	14.1	10.1	10.6
M+C	229.8	249	288	306.3	320.7
EE	10.5	9.5	12.2	8.8	8.7

Longitud total (mm)					
M+G	224.5	249.5	284	307.3	308
M+T	237.3	254	270.3	285.8	290.3
EE	10.5	9.5	12.2	8.8	8.7
M+C+G+T	219.8	235	268	284	294.3
EE	10.5	9.5	12.2	8.8	8.7

Se presentan las medias para el peso de los tratamientos; a los tiempos; 0: Inicio, 18: a los 18 días del experimento, 46: a los 46 días del experimento, 78: a los 78 días del experimento y 106: a los 106 días del experimento. EE: Error estándar.

Longitud hocico cloaca

Para la longitud hocico cloaca (LHC) (Cuadro 8) solo se presentaron diferencias estadísticas hasta el final del periodo ($F= 4.58$, $GL= 4$, $P= 0.03$) el tratamiento mayor fue el de Maíz + Cucaracha **(90 mm)** presentando diferencias estadísticas con todos los tratamientos exceptuando al tratamiento de Maíz + Cucaracha + Grillo + Tenebrio.

Cuadro 8. Longitud hocico cloaca de las crías de iguana negra alimentadas con cinco tratamientos; (M+S): Maíz+Soya, (M+C): Maíz+Cucaracha, (M+G): Maíz+Grillo, (M+T): Maíz+Tenebrio, (M+C+G+T): Maíz+Cucaracha+Grillo+Tenebrio, en un periodo de 106 días

Longitud Hocico Cloaca (mm)					
TRAT	0	18	46	78	106
M+S	58	66.3	71.8	76.8	80b
EE	1.8	1.7	2.3	2.7	2.5
M+C	58.8	64.5	76	83.3	90a
EE	1.8	1.7	2.3	2.7	2.1
M+G	59	67	76.3	84.3	82.7b
EE	1.8	1.7	2.3	2.7	2.1

Longitud Hocico Cloaca (mm)					
M+T	59.5	66.8	71.5	75.3	77.7b
EE	1.8	1.7	2.3	2.7	2.1
M+C+G+T	62.8	66.3	74.5	79.6	84.7ab
EE	1.8	1.7	2.3	2.7	2.1

Se presentan las medias para el peso de los tratamientos; a los tiempos; 0: Inicio, 18: a los 18 días del experimento, 46: a los 46 días del experimento, 78: a los 78 días del experimento y 106: a los 106 días del experimento. EE: Error estándar.

Longitud de la cabeza

Las medias para la longitud de la cabeza (Cuadro 9) no mostraron diferencias estadísticas durante el experimento (F= 2.48, GL= 4, P= 0.12).

Cuadro 9. Longitud de la cabeza de las crías de iguana negra alimentadas con cinco tratamientos; (M+S): Maíz+Soya, (M+C): Maíz+Cucaracha, (M+G): Maíz+Grillo, (M+T): Maíz+Tenebrio, (M+C+G+T): Maíz+Cucaracha+Grillo+Tenebrio, en un periodo de 106 días

Longitud de la cabeza (mm)					
TRAT	0	18	46	78	106
M+S	17	18	19	20	21
EE	0.4	0.5	0.5	0.5	0.7
M+C	17.5	17.8	19.5	20.8	22.3
EE	0.4	0.5	0.5	0.5	0.6
M+G	16.3	17.8	19.5	21	21.7
EE	0.4	0.5	0.5	0.5	0.6
M+T	17.8	18.3	19	20	20.3
EE	0.4	0.5	0.5	0.5	0.6
M+C+G+T	17	17.5	19.8	19.8	21
EE	0.4	0.5	0.5	0.5	0.6

Se presentan las medias para el peso de los tratamientos; a los tiempos; 0: Inicio, 18: a los 18 días del experimento, 46: a los 46 días del experimento, 78: a los 78 días del experimento y 106: a los 106 días del experimento. EE: Error estándar.

Variables de consumo y digestibilidad

Consumo de dietas

Para el consumo alimenticio en las iguanas (cuadro 10) se consideraron los datos desde el día 46 debido a que el día de inicio del experimento con iguanas hasta el día 22 no se contaba con la harina de insectos suficiente para la elaboración de las dietas. No obstante, se consideró un periodo de acostumbramiento (Arcos-García *et al.*, 2007; Ortiz-Guzmán *et al.*, 2013) a las dietas con insectos al 50 % [(Maíz + soya) + (Dieta con harina de insectos)] con una duración de 4 días. El consumo alimenticio de las crías varió, siendo mayor al día 106 en los tratamientos de maíz+cucaracha y maíz+grillo (62.73 y 54.12 g respectivamente) (cuadro 13).

Cuadro 10. Consumo alimenticio de las crías de iguana negra alimentadas con cinco tratamientos; (M+S): Maíz+Soya, (M+C): Maíz+Cucaracha, (M+G): Maíz+Grillo, (M+T): Maíz+Tenebrio, (M+C+G+T): Maíz+Cucaracha+Grillo+Tenebrio, en un periodo de 106 días

	Alimento consumido (g)		
TRAT	46	78	106
M+S	6.42	16.94	23.28
M+C	11.46	33.68	62.73
M+G	12.68	34.92	54.12
M+T	4.74	4.74	23.16
M+C+G+T	8.05	8.05	36.56

Se presentan las medias para el peso de los tratamientos; a los tiempos; 0: Inicio, 18: a los 18 días del experimento, 46: a los 46 días del experimento, 78: a los 78 días del experimento y 106: a los 106 días del experimento.

Ganancia de peso

En cuanto a la ganancia de peso (GDP, cuadro 11) se puede notar un decremento para el día 78 en el tratamiento de maíz + soya, del mismo modo en el día 106 para el tratamiento de M+C+G+T. Para los otros tres tratamientos durante los períodos considerados la GDP tendió a crecer.

Conversión alimenticia

Por último, para la conversión alimenticia (cuadro 12) en el día 78 en M+T presentó un decremento y un ligero incremento hasta el día 106 (3.03 y 3.89 respectivamente), mientras que los valores para los tratamientos de M+C y M+G (6.95 y 6.86 respectivamente).

Cuadro 11. Ganancia de peso de las crías de iguana negra alimentadas con cinco tratamientos; (M+S): Maíz+Soya, (M+C): Maíz+Cucaracha, (M+G): Maíz+Grillo, (M+T): Maíz+Tenebrio, (M+C+G+T): Maíz+Cucaracha+Grillo+Tenebrio, en un periodo de 106 días.

	GDP (g/días)		
TRAT	46	78	106
M+S	2.96	0.65	4.3
M+C	3.7	4.45	10.67
M+G	4.18	7.22	9.74
M+T	1.1	4.33	7.17
M+C+G+T	3.37	6.38	6.2

Se presentan las medias para el peso de los tratamientos; a los tiempos; 0: Inicio, 18: a los 18 días del experimento, 46: a los 46 días del experimento, 78: a los 78 días del experimento y 106: a los 106 días del experimento.

Cuadro 12. Conversión alimenticia de las crías de iguana negra alimentadas con cinco tratamientos; (M+S): Maíz+Soya, (M+C): Maíz+Cucaracha, (M+G): Maíz+Grillo, (M+T): Maíz+Tenebrio, (M+C+G+T): Maíz+Cucaracha+Grillo+Tenebrio, en un periodo de 106 días

	CVA		
TRAT	46	78	106
M+S	2.17	---	6.91
M+C	3.10	7.57	6.95
M+G	3.03	4.84	6.86
M+T	4.31	3.03	3.89
M+C+G+T	2.38	7.17	5.97

Se presentan las medias para el peso de los tratamientos; a los tiempos; 0: Inicio, 18: a los 18 días del experimento, 46: a los 46 días del experimento, 78: a los 78 días del experimento y 106: a los 106 días del experimento.

Discusión

Variables para insectos

Consumo de alimento en insectos

Se puntualiza en el aumento del consumo en alimento para los grillos debido a que se llevó a cabo las cópulas, ovoposición y al final la eclosión de huevecillos, por otra parte, el consumo de alimento para *T. molitor* fue menor debido a que estos podían alimentarse del sustrato (hojuelas de avena), tal y como es mencionado por Makkar *et al.* (2014) estos pueden desarrollarse en desperdicios siendo capaces de transformarlos en alimento de alta calidad al menor coste energético y cantidad de área.

Producción de insectos en peso vivo y harina

El éxito de la crianza y producción de harina de insectos dependerá no solo de las condiciones ambientales, dieta y espacio que se ofrezca a las

especies que se manejen en el criadero (Makkar *et al.* 2014; Józefiak *et al.* 2016). Si bien no se experimentaron contratiempos por la temperatura ambiente del cuarto experimental en la producción de *A. domestica* y *T. molitor* se concuerda con Józefiak y Engberg (2015) en que una alta humedad relativa (>70 %) puede resultar mortal para el pie de cría de *T. molitor*, aunque esto se contrarrestó proveyendo cada unidad experimental con una mayor aireación.

En materia de las cucarachas la temperatura y humedad relativa del domicilio donde se instaló no se registraron en comparación a las otras dos especies de insectos que se manejaron, pero fueron acorde a la temporada de secas en el municipio de San Pedro Mixtepec. Si bien, *S. tartata* (también conocida como *Blatta lateralis*, *S. lateralis*) es originaria de medio oriente (Alesho, 1997) incluyendo zonas de India (Sandhu y Sohi, 1981) y Asia central (Roth y Willis, 1960), logró dispersarse hasta el sur oeste de los Estados Unidos por medio del comercio (Rehn, 1945), sin embargo, como la mayoría de especies de cucarachas posee gran adaptabilidad (Boraiko, 1981) siendo reportada en México por Estrada-Álvarez (2013) en los siguientes estados: Coahuila de Juárez (en dos municipios), y en Chiapas (10 de 123 municipios) por consiguiente su crianza en cautiverio en el municipio de San Pedro Mixtepec no fue la excepción desarrollando su ciclo como lo describen Kim y Rust (2013).

A pesar de ello, Józefiak y Engberg (2015) expresan limitaciones en la obtención de insectos, sobre todo si se tienen contratiempos en la reproducción, haciendo que no se tenga una producción constante, asimismo los autores denotan los precios elevados de insectos y de harina de insectos no pudiendo competir en el mercado con otras fuentes de proteína. No obstante, las posibles soluciones que se establecen para la producción masiva requieren el desarrollo de tecnologías automatizadas en todas las etapas de crecimiento de los insectos asegurando la seguridad del producto y su calidad (Muys y Roffeis, 2014; Józefiak *et al.*, 2016).

Variables para las iguanas negras

Peso de las crías de iguanas

Las medias promedio de los pesos obtenidos para los tratamientos de maíz + grillo y maíz + cucaracha en 106 días de crecimiento fueron mayores 25.1 y 25 g respectivamente (P<0.05) al compararse a lo reportado por Arcos *et al.* (2002), quienes se pusieron de acuerdo con los pobladores de Nizanda, Oaxaca para ofrecer una dieta basada en sus conocimientos de la especie, consistiendo de: tulipacho (*Hibiscus* sp.) y ocasionalmente: chapulines, larvas de mariposa (*Galeria mellonella*) y repollo (*Brassica olepacea*) resultando en peso promedio de 30.2 g. Del mismo modo, estos resultados resultan mayores a la media promedio de las crías a los 153 días en Montecillo por Arcos *et al.* (2002) siendo de 18.8 g.

LT y LHC en crías de iguanas

Los resultados obtenidos en este experimento para la LT y LHC solo tuvieron diferencias estadísticas (P < 0.05) para la LHC. No obstante, el tratamiento de Maíz + cucaracha resultaron mayores que las medias reportadas en Nizanda al final del periodo de 761 días y la LT fue mayor en comparación a los 153 días que se reporta en Montecillo (Arcos *et al.* 2002). Cabe mencionar que la LT en ocasiones no es una característica apropiada debido a la pérdida total o parcial de la misma como mecanismo de supervivencia ante los depredadores (Clodsley-Thompson, 1999 en: Arcos, 2001) tal y como sucedió con una de las iguanas pertenecientes al tratamiento de Maíz + Soya, razón por la cual es mejor evaluar el crecimiento de las crías desde la LHC y el peso (Machorro *et al.*, 2009).

LC en crías de iguanas

En materia de la longitud de cabeza no hubo diferencias estadísticas (P > 0.05), esto puede interpretarse como una tendencia normal en la expresión del crecimiento y desarrollo en la iguana negra, ya que como lo mencionan Arcos *et al.* (2005). El peso y la longitud de la cabeza llegan

a mostrar diferencias entre machos y hembras hasta los 18 meses ($P < 0.01$), siendo a los 21 meses aún más notorios.

Finalmente, algo importante de notar dentro de las medidas de peso y crecimiento es que los trabajos de Arcos *et al.* (2001, 2002) reportaron diferencias en peso y medidas de longitud a partir del día 153 hasta el 761 ($P< 0.01$) para las poblaciones de iguana en Montecillo y en la comunidad de Nizanda. En el caso de las dietas con diferente proporción de vegetales y larvas de mosco (*Notonecta unifasciata*) utilizadas por Arcos *et al.* (2007) las crías de iguana alcanzaron la talla de 118. 5 mm en LHC al final de un periodo de 180 días, no obstante, no se encontraron diferencias estadísticas ($P> 0.05$) para este experimento.

En cuanto a lo reportado por Rueda-Zozaya (2006) en su alimentación con dietas comerciales para pollo y conejo, demuestra que hay una ganancia en peso (75-135 días) y en LHC (60-150 días) en las iguanas alimentadas con concentrado para pollo ($P< 0.05$), mientras que los resultados para el concentrado para conejo mostraron diferencias estadísticas solo hasta los 360-390 días ($P< 0.01$). Lo anterior demuestra que los resultados para las características de peso y mediciones en la iguana negra tienden a presentarse después del día 100, por lo que las diferencias estadísticas presentadas para peso (cuadro 6) y LHC (cuadro 8) resultan importantes para futuros trabajos con dietas a base de las tres especies de insectos.

La hipótesis fue cumplida parcialmente para los parámetros de peso, y LHC en un periodo de 106 días de alimentación con el tratamiento de maíz + cucaracha.

Consumo alimenticio en iguanas

Durtsche (2004) descubrió que se puede mejorar el rendimiento digestivo de las lagartijas herbívoras si se consideran los siguientes puntos: calidad de alimento, temperatura corporal para incrementar la eficiencia alimenticia, mientras que Arcos *et al.* (2002; 2005; 2007) reportan mantener las temperaturas de las jaulas por medio de dos radiadores de resistencia, de igual manera Rueda-Zozaya (2006) mantuvo organismos juveniles a temperatura ambiente de 30°C bajo condiciones de

laboratorio. Por otra parte, diversos autores concuerdan que se debe de mantener la temperatura corporal diaria de la iguana alrededor de 34 a 40°C para mantener el metabolismo energético total (Alvarado y Suazo, 1996; Arcos-García *et al*., 2005).

En otro trabajo, la temperatura que manejo Rueda-Zozaya *et al.* (2011) provenía de un radiador eléctrico obteniendo una temperatura ambiental de 30°C. Finalmente, en un trabajo innovador por parte de Ortiz-Guzmán *et al.* (2013) las crías de iguana negra estuvieron bajo las condiciones ambientales del CECOREI-UMAR a rangos de 22 a 35°C, ofreciéndoles a cada tratamiento dietas enriquecidas con lisina, primer aminoácido limitante en los primeros seis meses de crecimiento de *C. pectinata*, también es un aminoácido que se encuentra en las especies de insectos que se usaron en este proyecto en las siguientes cantidades 9.56 g/kg y 10.7 g/kg para *A. domestica* y *T. molitor* respectivamente (Finke, 2015), posteriormente 48.6 g/kg para *S. tartara* (Kulma *et al*., 2016). De igual forma, los porcentajes de otros nutrientes no proteicos pudieron influir en la respuesta al consumo, peso, ganancia de peso y la conversión alimenticia, como lo hace notar Arcos *et al.* (2007) que ofreció dietas con diferente proporción de larvas de mosco (*Notonecta unifasciata*) reportando que las dietas con mayor cantidad de mosco fueron más consumidas.

GDP en iguanas

La ganancia de peso de los tratamientos de dietas de insectos en este proyecto mostró similitudes para el día 46 (cuadro 11) con lo reportado por Arcos *et al.* (2007) para las proporciones 2:3 y 3:2 de larvas de mosco con vegetales, los autores calcularon 302.7 y 315.8 mg/día, respectivamente. En los días restantes del experimento los valores aumentan sobre todo para los tratamientos que contenían grillos y cucarachas.

Conversión alimenticia en iguanas

Normalmente se considera una conversión alimenticia de 1.5 en iguanas un valor excelente en comparación con los animales domésticos,

asociándose con el bajo gasto energético que caracteriza a los reptiles (Mendoza *et al*., 2011). No obstante, en este trabajo se obtuvieron valores altos sobre todo en el último día del experimento, esto se puede explicar por medio de los grandes requerimientos en energía de la iguana para sintetizar proteína y el gasto energético diario que requieren para mantener la temperatura corporal (Ortiz-Guzmán *et al*., 2013).

En este proyecto, tanto las 20 crías de iguana como las unidades experimentales de insectos se mantuvieron en el mismo cuarto de crianza, con el fin de evitar las irregulares pero copiosas lluvias que se presentan de junio a diciembre, sin embargo, en los meses que se llevó a cabo el proyecto la temperatura tuvo pequeñas variaciones en el interior del cuarto (figura 2) lo cual pudo haber contribuido en un gasto energético de más en las iguanas.

Conclusiones

El crecimiento en LHC y el peso de las crías de *C. pectinata* se vieron favorecidos por el tratamiento que incluía a *S. tartara* en comparación al tratamiento control por lo que se recomienda su uso en las dietas de iguana negra ya que repercute significativamente en su crecimiento de las crías.

Referencias documentales

Alesho, N.A. 1997. Synanthropic cockroaches of Russia. Proc. Inter. Coll. Social Insects 34: 45-50.

Alvarado, D.J., Suazo, O.I. 1996. Las iguanas de México. Historia natural y conservación. Laboratorio de la tortuga marina y biología de la conservación. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás Hidalgo. Morelia, Michoacán.

Arcos, G.J.L. 2001. Evaluación de dietas, crecimiento y sexado de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) criadas en cautiverio. Tesis de doctorado. Colegio de Postgraduados. Montecillos, Estado de México, México.

Arcos, G.J.L., Cobos, P.M.A., Reynoso, R.V.H., Mendoza, M.G.D., Ortega, C.M.E., Clemente, S.F. 2002. Caracterización del crecimiento de la iguana negra en cautiverio. *Revista Veterinaria México* 33 (4): 409-419.

Arcos, G.J.L., Cobos, P.M.A., Hernández, S.D., Reynoso, V.H., Mendoza, M.G.D., Aguilar, V.B.C. 2007. Digestibilidad de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) alimentadas con dietas a base de diferentes componentes de insectos y vegetales. *Revista científica, FCV-LUZ* 17 (3): 255-261.

Arcos, G.J.L., Reynoso, V.H., Mendoza, M.G.D., Hernández, D.S. 2005. Identificación del sexo y medición del crecimiento en iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) en las etapas de cría y juvenil. Índice 36 (1): 1-10.

Arcos, G.J.L., López, P.R. 2009. La iguana negra, Fundamentos de reproducción, nutrición y manejo. Universidad del Mar. Puerto ángel, Oaxaca. México.

Barajas, C.N., Ortega, R.G. 1998. Criadero en semicautiverio de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) e iguana verde (*Iguana iguana*) en el centro de conservación de tortuga marina y desarrollo costero El Chupadero, Municipio Tecomán, Colima. En: DGVS (Ed.) Primer taller nacional sobre manejo de iguanas en cautiverio. Dirección General de Vida Silvestre y Delegación Federal de la SEMARNAP. Pátzcuaro, Michoacán (México), pp. 8-11.

Boraiko, A.A. 1981. The indomitable cockroach. *National geographic*. January: 130-142.

Bruse, F., Meyer, M., Schmidt, W. 2004. Cría y mantenimiento de alimento vivo. Reptilia Ediciones. México.

Casas, A.G. 1982. Anfibios y reptiles de la costa suroeste del estado de Jalisco, con aspectos sobre su ecología y biogeografía. Tesis doctoral. Facultad de ciencias. UNAM. México, D.F.

Casiano, G.C. 2007. Infraestructura para UMA intensiva de iguanas. En: Arcos, J.L. (Ed.) X Reunión nacional sobre iguanas. Subcomité técnico para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de las iguanas de México. Centro de convenciones Poli fórum. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México, pp. 6-14.

Cloudsley-Thompson, J.L. 1999. The diversity of amphibians and reptiles. Springer-Verlag. London.

Church, D.C., Pond, W. G. 1987. Fundamentos de nutrición y alimentación de animales. Editorial Limusa. México, D.F.

Durtsche, D.R. 2004. Ontogenic variation in digestion by the herbivorous lizard *Ctenosaura pectinata*. The university of Chicago press journals. Physiological and biochemical zoology: *Ecological and evolutionary approaches* 77 (3): 459-470.

Dzamba, J. 2014. Third millennium farming: utilizing city bio-wastes in a strategy for high-yield urban farming. En: Abstract book of international conference "Insects to feed the world". FAO. *The Netherlands*. Pp. 127.

Echávarri, V. 2013. Bovinos-carne-producción-comercio. Oficina de estudios y políticas agrarias- Ministerio de Agricultura de Chile. www.odepa.cl/odepaweb/publicaciones/doc/11102.pdf. Consultado el 09 de septiembre del 2020.

Estrada-Álvarez, J.C. 2013. Primera lista de las cucarachas de México (*Dictyoptera: blattodea*). *Boletín de la sociedad entomológica aragonesa (S.E.A)* 53: 267-284.

Finke, M.D. 2015. Complete nutrient content of four species of commercially available feeder insects fed enhanced diets during growth. *Zoo biology* 34: 554-564.

Józefiak, D., Józefiak, A., Kieronczyk B., Rawwski M., Swiatkiewicz S., Dlugosz J., Engberg, R.M. 2016. Insects- a natural nutrient source for poultry-a review. *Annals of animal science:* 1-30. DOI: 10.1515/aoas-2016-0010.

Józefiak, D., Engberg, R.M. 2015. Insects as poultry feed. En: 20th European symposium on poultry nutrition. 24-27 August 2015. Prague, Czech Republic. Pp. 1-8.

Kim, T. Rust, M.K. 2013. Life history of the invasive Turkestan cockroach (Dyctyoptera: Blattidae). *Journal of Economic Entomology* 106(6): 2428-2432.

Kulma, M., Plachý, V., Kourimská, L., Vrabec, V., Bubová, T. Hucko, B. 2016. Nutritional value of three Blattodea species used as feed for animals. *Journal of animal and feed sciences* 25: 354-360.

Leyequien, A.L., Mendoza M.G.D., Clemente S.F., González, S.F., Moreno, C.P., Arcos, G.J.L. 2006. Caracterización de hábitat y densidad poblacional de Iguana iguana en la reserva de La Mancha, Veracruz. México, En: Arcos, J.L. (Ed.) IX Reunión nacional sobre

iguanas. Subcomité técnico para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de las iguanas de México. Ixtapa, Zihuatanejo. México, pp. 39-46.

Liner, E.A. 2007. A checklist of the Amphibians and reptiles of Mexico. Occasional papers of the museum of natural science, Louisiana State University 80:1-60.

López-Ruvalcaba, O.A. 2009. Caracterización de la etapa reproductiva de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) mantenida en condiciones de cautiverio. Tesis de licenciatura en zootecnia. Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido. Oaxaca, México.

López, R.O.A., Arcos, G.J.L., Mendoza, M.G.D., López, P.R., López, G.S.J., Vélez, H.L. 2012. Parámetros reproductivos de las hembras de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) en condiciones intensivas. *Revista científica* 22:65-71.

Machorro, S.S., Herrera, M.M., Arcos-García, J.L., López-Pozos, R., Mendoza, M.G.D., Leyte, M.G.E. 2009. Aplicación de la regresión polinomial en el modelado de crecimiento hocico-cloaca en relación con el peso en iguana negra *Ctenosaura pectinata* (Reptilia: Squamata: Iguanidae). *Ciencia y Mar* 37: 23-30.

Makkar, H.P.S., Tran, G., Heuzé, V., Ankers, P. 2014. State-of-the-art on use of insects as animal feed. *Animal Feeding Science. Technology* 197: 1–33.

Medina, M.W., Aguirre, H.V., Álvarez, A. F., Gonzáles, M.G., Reynoso, R.V.H. 2004. Tabla de vida en una población de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*), en Nizanda Zapote, Oaxaca y sus implicaciones en la conservación de las iguanas. En: Medina, W., Reynoso, V.H. (Eds.) VII reunión nacional sobre iguanas. Subcomité técnico consultivo para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de las iguanas en México. Puerto Escondido, Oaxaca. México, pp. 116-122.

Mendoza, M.G.D., Arcos, G.J.L., Plata, P.F.X., Martínez, J.A., Villareal, E.B.O.A. 2011. Alimentación y nutrición de iguanas en vida silvestre y cautiverio. En: 6° simposio sobre fauna cinegética de México, pp. 64-71.

Morales, S.T. 2007. Legislación, registro de UMA. En: Arcos, J.L. (Ed.) X Reunión nacional sobre iguanas. Subcomité técnico para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de las iguanas de México. Centro de convenciones Poliforum. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México, pp. 26-32

Muys, B., Roffeis, M. 2014. Generic life cycle assessment of proteins from insects. En: Paper presented at insects to feed the world, Wageningen. 17 May 2014.

Ortiz-Guzmán, J.J., Arcos-García, J.L., Mendoza, G.D.M., Plata-Pérez, F.X., Fuentes, G.M., Ruelas, G.I. 2013. Effect of lysine addition on growth of black iguana (*Ctenosaura pectinata*). *Zoo biology* 32: 277-280.

Pinacho, S.B. 2008. Descripción de la fase reproductiva de iguana verde (Iguana iguana) en condiciones de cautiverio. Tesis de grado. Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido. Oaxaca, México.

Rehn, J.A.G. 1945. Man's uninvited fellow traveler: the cockroach. *The Scientific Monthly* 61: 265-276.

Rojas, R.C. 2018. Ecología de la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*), (Wiegmann, 1834), en un área fragmentada en la comunidad de Alpuyeca, Morelos. Tesis de ingeniero agrónomo zootecnista. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila. México.

Roth, L.M., Willis, E.R. 1960. The biotic associations of cockroaches. Smithsonian Miscellaneous Collection 141.

Rueda, Z.P., González, M.G., Reynoso, R.V.H. 2004. Evaluación del crecimiento de iguana negra Ctenosaura pectinata en condiciones controladas con dos tipos de alimento comercial: un reporte preliminar. En: Medina W., Reynoso, V.H. (Eds.) VII Reunión sobre iguanas. Puerto Escondido, Oaxaca. México, pp. 63-68.

Rueda, Z.R., González, M.G., Mendoza, M.G.D., Reynoso, V.H. 2005. Digestibilidad y crecimiento en crías de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) con dos tipos de alimento comercial. En: Reynoso, V.H. Medina, W. (Eds.) VIII Reunión nacional sobre iguanas. Subcomité técnico consultivo para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de las iguanas en México. Lázaro Cárdenas, Michoacán. México, pp. 61-66.

Rueda, Z.R.D.P. 2006. Crecimiento y digestibilidad en crías de iguana negra (*Ctenosaura pectinata*) como consecuencia del tipo de alimento, temperatura de incubación y sexo. Tesis para obtener el título de biólogo. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. México.

Rueda-Zozaya P., Mendoza, G.D., Crosby, M.M., González, G., Reynoso, V.H. 2011. Effect of feed type and sex on digestibility and feed efficiency utilization in black spiny-tailed iguana (*Ctenosaura pectinata*). *Zoo Biology* 29: 1-6.

Sandhu, G.S, Sohi, A.S. 1981. Occurrence of different species of cockroaches at Ludhiana Punjab India. *The journal of the Bombay Natural History Society* 78: 179-181.

SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación (DOF), jueves 30 de diciembre de 2010.

SEMARNAT. 2012. Oaxaca: Aportaciones al programa sectorial 2007-2012. Gobierno Federal. En: Mandujano, R.S. (Eds.) Venado cola blanco en Oaxaca, Potencial, conservación, manejo y monitoreo. Instituto de Ecología, A.C. Comisión Nacional para el Conocimiento de la biodiversidad. Xalapa, Veracruz. México, pp. 288

Steel, R.G., Torrie, J.H. 1988. Bioestadística, principios y procedimientos. 2da Ed. McGraw Hill. México.

Trejo, I. 2004. Clima, En: García-Mendoza A.J, Ordóñez M.J y Briones-Salas M.A. (Eds.) Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología UNAM. Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund, pp. 67-85.

Valenzuela, L.G. 1981. Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (reptiles: iguanidae) en la costa de Jalisco. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias biológicas. UNAM. México.

Capítulo 14

Apreciación social de crocodilianos (*Crocodylus acutus y Caiman crocodilus*) en la porción oriente del Sistema Estuarino Puerto Arista, Chiapas, México

Yessenia Sarmiento Marina[1]*, Gustavo Rivera Velázquez[2], Jesús García Grajales[3] y Miguel Angel Peralta-Meixueiro[4]

Resumen

El objetivo del estudio fue conocer la apreciación comunitaria de crocodilianos en zonas aledañas a la porción oriente del Sistema Estuarino Puerto Arista (SEPA), Chiapas, México. Se aplicaron 165 entrevistas semiestructuradas a tres grupos de interés: pescadores, amas de casa y adultos mayores (≥ 60 años); de agosto a noviembre de 2017 en cinco comunidades (Vuelta Rica, Miguel Hidalgo, Paraíso, Puerto Arista y Cabeza de Toro) y áreas de trabajo de las personas (cooperativas). Se encontró que poseen un amplio conocimiento de la bio-

[1] Posgrado, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, col. Lajas Maciel, CP 29035 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
[2] Laboratorio de Acuacultura y Evaluación Pesquera, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, Col. Lajas Maciel, CP 29035 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
[3] Instituto de Recursos, Universidad del Mar campus Puerto Escondido. Km. 2.5, Carretera Federal Puerto - Sola de Vega, Puerto Escondido, CP 71980, Oaxaca, México.
[4] Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, Col. Lajas Maciel, CP 29035 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
* Autora para correspondencia: yessenia.marina@gmail.com

logía de las especies, nombres comunes y morfología; reconocen para caimanes un uso medicinal y en cocodrilos sólo como alimento. El 46% de los entrevistados reconoció saber de ataques de crocodilianos a fauna doméstica o a personas; de ellos, el 61.84% manifestó que pudieron haberse evitado. Las interacciones humano-crocodilianos se manifiestan con mitos y percepciones diferenciales entre localidades sobre la peligrosidad, uso y manejo de las especies. El 73.94% respondió que sí participaría en proyectos con crocodilianos y el 26.06% que no participaría (por miedo). De acuerdo con los resultados, se sugiere continuar con estudios de las poblaciones de cocodrilos y caimanes en términos cuantitativos, con el fin de recuperar a las poblaciones de crocodilianos en el SEPA. De manera paralela es necesario fomentar la protección y vigilancia de las poblaciones silvestres, delimitar zonas de riesgo (señalamientos), realizar actividades de educación ambiental e integrar la participación comunitaria en las acciones de conservación, manejo y aprovechamiento de crocodilianos bajo la normatividad vigente.

Palabras claves: etnozoología, caimanes, cocodrilos, conservación, interacciones.

Introducción

Actualmente los crocodilianos son más vulnerables debido a que las características de su nicho y hábitat han empezado a traslaparse con las actividades humanas, incrementado las interacciones entre la especie humana y el cocodrilo, generando opiniones encontradas y conocimientos populares erróneos alrededor de las especies, convirtiéndose en una amenaza seria para su conservación (Cedillo *et al*., 2007; Cambranis, 2009; Hernández, 2010; Valdelomar *et al*., 2012; García, 2013). Estas interacciones resaltan cuando las necesidades y el comportamiento de los animales silvestres impactan de manera negativa sobre la vida de los humanos (o sus animales domésticos) sintiéndose amenazados y atacados, por lo que buscan el exterminio de las especies como respuesta emocional al suceso (García y Buenrostro, 2015a). De igual manera, se ha establecido que las razones que explican la ocurrencia de ataques de cocodrilo, sin provoca-

ción de los humanos, responden a la defensa territorial, defensa de nidos y/o crías, caza para alimentación, confusión de identidad (humano como objetivo secundario) y autodefensa (Cupul *et al.*, 2010).

Aunque existen documentos con mecanismos y estrategias dirigidas a la conservación de especies y prevención de "conflictos", cada vez es más reconocido que el éxito o fracaso de los programas de conservación de cualquier especie depende, en gran medida, de las percepciones y actitudes que tienen los pobladores con la especie con la que comparte su hábitat (Peña *et al.*, 2013). Por ende, es fundamental documentar e incluir la apreciación que las comunidades humanas tienen en torno a los crocodilianos e incentivar la participación local para poder establecer estrategias y soluciones que promuevan la conservación de las especies y la prevención de daños a los habitantes locales (Padilla y Perera, 2012; Valdelomar *et al.*, 2012; Peña *et al.*, 2013).

A partir del año 2014, los reportes de "cocodrilos problema" y saqueo ilegal de crocodilianos en el Sistema Estuarino Puerto Arista (SEPA) se hicieron más frecuentes, por lo que surgió el interés de generar una base de datos de éstos y recopilar información de las interacciones humano-crocodilianos de años anteriores en el sitio. El objetivo de este trabajo fue evaluar la apreciación social de crocodilianos (*Crocodylus acutus* y *Caiman crocodilus*) en la porción oriente del Sistema Estuarino Puerto Arista, Chiapas, México; con la finalidad de ampliar el conocimiento local alrededor de estas especies y que sirva de herramienta en la toma de decisiones en los programas de conservación y uso racional de las especies.

Materiales y métodos

Área de estudio

El Sistema Estuarino Puerto Arista (SEPA) se localiza al suroeste del estado de Chiapas, México; colinda con los límites del estado de Oaxaca, en la región fisiográfica denominada Planicie Costera del Pacífico. Es catalogado como sitio Ramsar y comprende parte de los municipios de Tonalá y Arriaga, dentro de la región económica Istmo-Costa (figura 1). Los climas predominantes son el cálido subhúmedo con lluvias en verano de

humedad media A (W1) y el cálido subhúmedo con lluvias en verano de mayor humedad A(W2). La precipitación anual promedio es de 1 535.8 mm. Los tipos de vegetación presente son manglares, selva baja caducifolia, selva baja espinosa caducifolia, selva mediana subperenifolia, pastizal inducido y vegetación de dunas costeras (Sarmiento, 2012).

Las actividades económicas primarias se basan en la agricultura, silvicultura, ganadería y pesca, seguidas del turismo. La región Istmo-Costa en Chiapas, en su franja costera, se ha caracterizado por la ganadería y pesquería, con una agricultura incipiente. En cambio, en las áreas colindantes al sitio Ramsar la ganadería es la principal fuente de ingreso. En la zona circundante a Puerto Arista, se dedican a las actividades primarias como la pesca; principalmente acopio y comercialización de productos pesqueros, agricultura de temporal, ganadería extensiva, aprovechamiento de madera de diversas especies de manglar, palmares, cacería y servicios turísticos (CONANP, 2012).

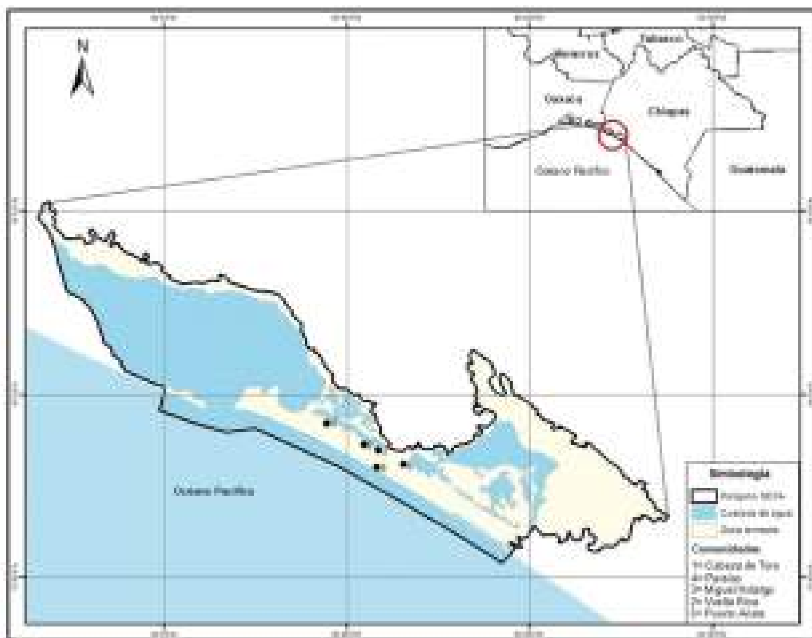


Figura 1. Ubicación del Sistema Estuarino Puerto Arista (SEPA) y comunidades entrevistadas.

Trabajo de campo

Para poder describir la apreciación comunitaria sobre cocodrilos y caimanes se empleó el método de Muestreo Aleatorio Estratificado (Salkind, 1999). Se clasificaron tres grupos de interés: pescadores, amas de casa y adultos mayores (≥ 60 años) como actores claves, entrevistando a 10 personas para los dos primeros grupos y 15 para el tercer grupo (cuadro 1).

Cuadro 1. Comunidades entrevistadas en zonas aledañas al SEPA

Comunidades	Grupos	%
Cabeza de Toro	C. Guadalupe Victoria Punta de Zanate Punta de Macabil	18.18
	*Amas de casa	6.06
Vuelta Rica	Sección Lázaro Cárdenas Playa Escondida Pescadores de Vuelta Rica	18.18
	*Amas de casa	6.06
Miguel Hidalgo	Tigres del Mar	6.06
	*Amas de casa	6.06
Paraíso	La Playita	6.06
	*Amas de casa	6.06
Puerto Arista	Pescadores libres y voluntarios salvavidas de puerto arista. Pescadores unidos del puerto	12.12
	*Amas de casa	6.06
Adultos mayores (≥ 60 años)		9.10
		100

Se utilizó la técnica denominada "diagnóstico rural rápido o apreciación rural rápida" (ARR), donde se emplearon entrevistas semiestructuradas (FAO, 1993 y Karremans, 1994; Hurtado, 2010). La aplicación

de entrevistas fue individual, se realizó de agosto a noviembre de 2017 en cinco comunidades (Vuelta Rica, Miguel Hidalgo, Paraíso, Puerto Arista y Cabeza de Toro) y áreas de trabajo (cooperativas). Para ello, se realizó la grabación de las entrevistas con una grabadora digital (SONY ICD-PX440), previo consentimiento del informante para no perder detalles sobre la información proporcionada.

El formato de entrevista contenía un apartado para los datos generales del entrevistado y 41 preguntas, las cuales se dividieron en cuatro secciones: conocimiento de la biología de las especies por pobladores, interacción humano–crocodilianos, apreciación de la población: percepción y valoración; protección y manejo legal de crocodilianos. Se creó una base de datos en Excel de Microsoft Office y se hizo el análisis de datos de tipo descriptiva, a través de porcentajes de respuestas.

Resultados

Se obtuvieron un total de 165 entrevistas, de las cuales el 60.60% pertenece a pescadores, 30.30% a amas de casa y el 9.10% a adultos mayores (≥ 60 años). La edad de los entrevistados osciló entre los 21 y 86 años. De forma adicional se obtuvieron 118 audios de las entrevistas realizadas a fin de no perder detalles sobre la información recabada.

Conocimiento de la biología de la especie por pobladores

De las personas entrevistadas (n=165), el 99.40% (n= 164) respondió que conoce a los cocodrilos y caimanes. En cuanto al número de especies presentes en la zona, el 73.33% (n=121) mencionó que hay dos especies y el 26.67% (n= 44) que hay una, tres o desconoce cuántas especies hay en el sitio. Los nombres comunes más utilizados son lagarto real, lagarto y cocodrilo para *Crocodylus acutus* y pululo, caimán, chato, uisicil para *Caiman crocodilus.* Respecto al hábitat de los crocodilianos, el 98.18% (n= 162) indicaron que éstos viven en esteros, manglares, ríos, mares, canales, pozas y cuevas. En cuanto a la temporada de avistamiento de cocodrilos, el 55.15% (n= 81) indicó verlos en temporada de lluvias, el 32.12 % (n= 53) en temporada de secas y el 12.73 % (n= 31) los ha visto

durante todo el año. En el caso de caimanes, el 23.63% (n= 39) indicó verlos en temporada de lluvias, el 22.42% (n= 37) en temporada de secas y el 53.95 % (n= 89) no sabe, porque no es frecuente o no ha visto a esta especie. Respecto a la alimentación de los crocodilianos, el 84.24% (n= 139) mencionó que éstos se alimentan principalmente de peces, el 3.03% (n= 5) de perros, el 2.42% (n= 4) de peces y perros y el 10.30% (n= 17) mencionó otros alimentos como aves, ranas, tortugas.

En cuanto al tamaño de los ejemplares observados, el 78.18% (n= 129) dijo haber visto cocodrilos mayores a 180 cm de longitud (adultos-adultos reproductores), el 8.48% (n= 14) ha observado cocodrilos de 121-180 cm (sub adultos), el 5.45% (n= 9) de 61-120 cm (juveniles), el 4.85% (n= 8) ha observado todos los estadios y el 3.03 % (n= 5) desconoce el tamaño aproximado del ejemplar visto. Para el caso de caimanes, el 53.93% (n= 89) de los entrevistados no sabe calcular el tamaño o no ha observado caimanes, el 36.96% (n= 61) ha visto ejemplares mayores a 90 cm de longitud (adultos), el 4.24% (n= 7) ha visto ejemplares de 60-90 cm (juveniles) y el 4.84% (n= 8) ha observado todos los estadios.

Interacción humanos–crocodilianos

Para la gente es común observarlos durante las actividades de trabajo (pesca) o de manera ocasional en los caminos; los horarios más comunes para verlos son a medio día (asoleándose), en la noche (cuando cazan) y algunas ocasiones en la madrugada.

En cuanto al uso y aprovechamiento de cocodrilos y caimanes, el 63.64% (n= 105) respondió que han utilizado y conocen a gente que los usa, mientras que el 36.36% (n= 60) comentó no haber utilizado a estos ejemplares. De las partes y derivados que se aprovechan, el 39.39% (n= 65) respondió el uso de la sangre (medicinal), el 12.73% (n= 21) la carne y sangre; el 9.09% (n= 15) la piel, el 4.85% el aceite o la grasa, el 3.64% (n= 6) solo la carne y el 30.30% (n= 50) respondió haber escuchado el uso de cocodrilos y caimanes en otras zonas, pero no saben que parte son las que se pueden aprovechar.

Respecto al uso medicinal, los entrevistados comentaron conocer y haber escuchado el uso de la sangre y el aceite para la cura de ciertas

enfermedades (cáncer, diabetes, VIH, asma, bronquitis, gripe, tos, pulmones e hinchazón); sin embargo, la mayoría de la gente que hace uso de este recurso es foránea, por lo que la gente local realiza la venta de este. La gente local considera que la ingesta de sangre no les benefició, al contrario, aceleró el proceso de la enfermedad y algunas personas fallecieron. La sangre que más se utiliza es la de caimán o pululo. En cuanto al uso de la carne como alimento, la más utilizada es la carne del lagarto real ya que es más suave y menos "chuquillosa" (apestoso o de mal olor). Del número de pescadores entrevistados (n= 100), el 21% (n= 21) indicaron 13 formas de preparación y las amas de casa (n= 50), el 22% (n= 11) 8 recetas.

En relación con el conocimiento de interacciones de cocodrilos o caimanes a fauna doméstica o a personas en la zona donde viven, el 46.04% (n= 76) de los entrevistados respondieron conocer o haber escuchado incidentes de este tipo. Las interacciones y lesiones (n= 24) de cocodrilos y caimanes se dieron en 15 comunidades, en el área de estudio y aledañas a éste. De estos incidentes, el 62.50% (n= 15) corresponde a interacciones humano-crocodilianos, durante las actividades de pesca, mientras "visoreaban" (actividad que realizan al sumergirse en el agua para extraer peces) o practicaban pesca de buceo, atarrayando a orilla del agua, entre otros. Por otro lado, el 37.50% (n= 9) corresponden a la interacción con fauna doméstica (perros, gallinas, guajolotes, becerros) a orilla de los cuerpos de agua.

De las personas entrevistadas que respondieron sobre las interacciones con crocodilianos (n= 76), el 12.72% (n= 21) comentaron que el motivo principal del ataque fue porque estos ejemplares defienden el espacio donde viven; el 9.10% (n= 15) porque defienden a sus crías; el 10.30% (n= 17) por falta de alimento, el 7.27% (n= 12) por descuido humano, el 4.24% (n= 7) porque son agresivos por naturaleza y el 2.42% (n= 4) otros motivos: porque son carnívoros o carniceros, porque las personas cruzan el potrero acompañado de mascotas (perros principalmente), por la "chuquilla" del pescado que los atrae y porque el "perro le quitó su lengua".

En los casos de interacción con humanos, las personas que afirmaron este tipo de interacciones (n= 76), el 61.84% (47) respondieron que sí se

pudo haber evitado los ataques o incidentes, ya que se tiene conocimiento de la presencia de estos ejemplares; sin embargo, se han expuesto a estos riesgos, por lo que al preguntar cómo se pueden evitar estos ataques sugirieron las siguientes respuestas: evitar nadar en zonas donde hay crocodilianos (cercano a las cuevas o cuando éstos tienen crías), no invadir su hábitat o territorio, reportar a las autoridades de la presencia de animales grandes, evitar tirar chinchorro, tener precaución y no exponerse, poner mallas o bardas, sacar a los cocodrilos, entre otros.

Apreciación de la población: percepción y valoración

De la población entrevistada (n= 165), el 60% (n= 90) manifestaron haber visto a estos ejemplares desde hace más de 20 años y el 40% (n= 75) hace 15, 10 y 5 años. Respecto al número de cocodrilos y caimanes en la zona; y si éstos han aumentado o disminuido, el 78.78% (n= 130) respondió que estos han aumentado, ya que han observado ejemplares grandes con longitud de más de 5 metros; por otro lado, el 12.73% (n= 21) comenta que el número de estos ejemplares ha disminuido, principalmente por la caza, el 4.64% (n= 6) menciona que sigue igual y el 4.85% (n= 8) no sabe.

En cuanto a la interacción de la población entrevistada con los crocodilianos, el 56.09% (n= 114) considera que los cocodrilos y caimanes son inofensivos si no se les molesta, el 25.45% (n= 42) que son peligrosos y el 5.46% (n= 9) que son agresivos. Con relación a la importancia de los crocodilianos en la zona y si éstos tienen una función, el 58.7% (n= 97) de las personas entrevistadas considera que tienen una función ambiental, asociando la presencia de estos ejemplares con la abundancia de peces (principalmente en las cuevas de estos individuos) y la profundidad de los esteros (nunca se secan). El 9.09% (n= 15) considera que son importantes para su aprovechamiento y uso, mientras que el 9.69% (n= 16) que no tienen ninguna función y el 22.47% (n= 37) desconocen si son importantes.

Por otro lado, de acuerdo con lo que consideran que se debe hacer con los cocodrilos y caimanes de la zona, el 49.70% (n= 82) considera que es importante conservarlos, el 17.58% (n= 29) mencionó que debe-

rían sacarlos, el 10.30% (n= 17) sugiere que se debe poner señalamientos, el 8.48% (n= 14) que deberían utilizarse como atracción turística, el 7.88% (n= 13) considera que no hay que hacer nada con ellos, el 1.21% (n= 2) opina que deben matarlos y el 1.21% (n= 2) no sabe.

Protección y manejo legal de crocodilianos

De las personas entrevistadas (n= 165), el 89.09% (n= 147) respondió que los cocodrilos y caimanes son protegidos por leyes e instituciones; sólo el 10.91% (n= 18) no sabe que están protegidos. En cuanto a las instituciones que identifican para la protección de los cocodrilos son: el 27.88% (n= 46) identifica al Campamento Tortuguero; el 17.58% (n= 29) a la CONANP, el 12.12% (n= 20) a la SEMARNAT, el 10.91% (n=18) a la PROFEPA, el 4.24% (n= 7) a la MARINA, el 17.58% (n= 29) no sabe y en otros el 9.69% (n= 16) mencionó otras instituciones que los protegen como: el gobierno, UMA, Protección Civil, SAGARPA, CONAPESCA, SECTORIAL, CONALEP, IHNE, ZOOMAT, los de ecología y la gente de las comunidades (El Naranjo).

De igual manera se les preguntó si conocían algún proyecto de aprovechamiento y manejo de cocodrilos y caimanes, teniendo con ello que el 83.64% (n= 138) no tiene conocimiento, sólo el 16.36% (n= 27) identifica o asocia alguna actividad como aprovechamiento de cocodriliano tales como: Campamento Tortuguero con ejemplares bajo resguardo, la CONANP porque hace cursos y otorga proyectos, UMA cercana al área de estudio; sin embargo, desconocen los tipos de aprovechamiento.

Respecto a su participación en un proyecto para el aprovechamiento de cocodrilos y caimanes, el 73.94% (n= 122) respondió que sí participarían y el 26.06% (n= 43) que no participarían principalmente por miedo. Las razones que expresaron del porque participarían son: Conocer sobre las especies, saber diferenciarlos y aprender de ellos porque son peligrosos; protegerlos y cuidarlos porque están en peligro de extinción, repoblar el estero; porque atraen peces, es parte de la fauna silvestre y para llevar un control de ellos; conocer y saber cómo se utilizan, aprender a cosecharlos y aprovecharlos, crear UMA y como atracción turística, depende de los objetivos del proyecto y de los beneficios económicos.

Discusión

Conocimiento de la biología de la especie por pobladores

Para las personas entrevistadas es común observar a los cocodrilos y caimanes durante sus actividades diarias (pesca) o de manera ocasional en los caminos, condiciones similares a lo reportado por Martínez (1996), con los grupos pesqueros del Sistema Lagunar Chantuto-Panzacola de la Reserva de la Biosfera la Encrucijada (REBIEN), Hernández (2010) para los esteros en el municipio de San Blas en Nayarit y en las comunidades rurales del Parque Nacional Lagunas de Chacahua en Oaxaca descritas por García y Buenrostro (2015a). Tienen un amplio conocimiento sobre la biología de la especie, adquirido a través de observaciones, ya que identificaron a las especies (*C. acutus y C. crocodilus*) a través de nombres comunes, su morfología, hábitat, temporada de avistamientos, alimentación, entre otros, tal como lo observó Padilla y Perera (2010) en las comunidades mayas de la Reserva de la Biosfera Los Petenes, Campeche y Zamudio *et al.* (2011) en la comunidad maya del Ejido de X-Hazil Sur y Anexos en Quintana Roo con la especie de *C. moreletii.*

En relación con el tamaño de los ejemplares observados, las personas toman de referencia el largo de la canoa y de las varas que utilizan como remo, calculan que hay individuos de 2, 4, 5 y hasta 6 metros aproximadamente; sin embargo, los individuos que se observaron durante el estudio no superan los 4 m para cocodrilos y 2 m para caimanes. Estas estimaciones de los pobladores son similares a lo descrito por Martínez *et al.* (1997) en la Encrucijada, por Hernández (2010) en San Blas Nayarit y García y Buenrostro (2015b) en el Parque Nacional Lagunas de Chacahua. Para el caso de caimanes, más del 50% no sabe calcular el tamaño o no los ha observado de manera frecuente, y aquellos que han visto a los ejemplares estiman que éstos son mayores de 90 cm de longitud. Caso contrario a lo reportado por Martínez *et al.* (1997), quien menciona que las personas entrevistadas han observado nidos de caimanes, organismos recién nacidos, juveniles y adultos hasta de 3 m de longitud; sin embargo, el tamaño reportado es superior a lo descrito para la especie (2.5 m) por Casas y Guzmán (1970) y Álvarez del Toro y

Sigler (2001). En la mayoría de los casos, los pobladores sobre estiman el tamaño de crocodilianos

Interacción humanos–crocodilianos

Los pobladores identifican características particulares en los crocodilianos, por lo que les han asignado usos distintos. Para el caso de caimanes son de uso medicinal y para los cocodrilos como alimento, situaciones que han influido en el saqueo de las poblaciones silvestres. Es relevante que las personas que mayormente hacen uso de este producto suelen ser foráneas, por lo que los pobladores ven la venta de cocodrilos y caimanes como una actividad que genera ingresos económicos, y no manifiestan reconocer el riesgo de realizar la captura de ejemplares y venderlos, ni el valor ecosistémico que se está perdiendo.

De las 22 formas de preparación de la carne de cocodrilo, resultó interesante que el mayor número de recetas fue proporcionado por pescadores, seguido de las amas de casa y los adultos mayores. De igual manera resulta relevante que la población asocie ciertas interacciones de crocodilianos con la fauna doméstica a través de mitos. Por otro lado, en el uso que le dan al cocodrilo como alimento (platillos tradicionales), sólo aprovechan la carne de la cola del animal, lo demás es desechado, lo cual coincide con lo observado durante los recorridos de campo, caso contrario a las zonas de la REBIEN, en donde sí consumen caimanes (Martínez *et al.*, 1997).

En cuanto al conocimiento de interacciones humano–cocodriliano, éstos han ocurrido durante las actividades de pesca, mientras visoreaban o practicaban pesca de buceo o atarrayando a orilla del agua, mientras que las interacciones con la fauna doméstica se dan a orillas de los cuerpos de agua que colindan con las viviendas. En la mayoría de los casos con fauna doméstica no hay barreras físicas ni manejo de esta que disminuya dicha interacción; sin embargo, existe un exceso de confianza al decir que no pasa nada, coincidiendo con Martínez *et al.* (1997) y García y Buenrostro (2015a).

Las personas entrevistadas que respondieron sobre las interacciones humano-crocodilianos, reconocen que el principal motivo de ata-

que es porque los ejemplares defienden el espacio donde viven, porque defienden a sus crías, por falta de alimento o por descuido humano, tal como lo describe Martínez *et al*. (1997) y Cupul *et al.* (2010). Estas interacciones, se han incrementado en el SEPA a partir del 2007; sin embargo, muchos casos no se han informado y sólo se conocen a nivel local. Los pobladores son conscientes, que las interacciones presentados se pudieron haber evitado, ya que tienen algún conocimiento sobre la biología y etología de las especies distribuidas en el sitio.

Apreciación de la población: percepción y valoración

En las respuestas de las entrevistas, se pudo apreciar que las interacciones humano-crocodilianos, si han impacto en la percepción sobre crocodilianos, ya que hay diferencias entre cada una de las localidades aledañas al sitio en cuanto a la peligrosidad, uso y manejo de las especies. Sin embargo, para ellos es importante conservarlos por la función ambiental, ya que la presencia de estos ejemplares les beneficia en la abundancia de peces y la profundidad de los esteros; sin embargo, algunos pescadores comentan que perjudican, ya que se comen los peces y no permiten entrar a bucear.

Respecto al número de cocodrilos y caimanes y si este ha aumentado o disminuido, los entrevistados afirmaron que han aumentado porque han visto animales grandes; sin embargo, durante los monitoreos, el número de individuos fue bajo, los ejemplares de talla grande estaban dispersos y eran muy esquivos. Por lo anterior se puede inferir, que los pobladores sobreestiman el tamaño de crocodilianos y a su vez lo asocian con el aumento de individuos, afirmando que hay muchos porque han observado ejemplares con longitud de más de 5 m.

En cuanto al número de avistamientos y clase de tallas distribuidos en el área, la población podría ser considerada como crítica. De los 248 avistamientos reportados por Domínguez (2010), 233 fueron *C. crocodilus* y 15 fueron *C. acutus*; sin embargo, los resultados obtenido en este estudio difieren en el número de avistamientos (136 *C. crocodilus* y 184 *C. acutus* en 8 meses de muestreo) y la distribución de los mismos, sólo coincidió un transecto con las áreas de muestreo uti-

lizadas, además de que las comparaciones son mínimas ya que sólo fueron avistamientos y no proporcionan información detallada de las actividades realizadas en el sitio.

Por otro lado, de acuerdo con lo que piensan que se debe hacer con los cocodrilos y caimanes de la zona, los pobladores consideran que es importante conservarlos (por la función ambiental). Esta afirmación de conservación de crocodilianos, es similar a la reportada por Padilla y Perera (2010) en la Reserva de los Petenes localizada en la zona costera norte del Estado de Campeche con *Crocodylus moreletii*, en donde los entrevistados respondieron que les interesa la conservación de estos ejemplares porque son importantes para el ambiente, ya que limpian los ríos y en consecuencia que haya más peces.

Protección y manejo legal de crocodilianos

En lo que respecta a la protección de crocodilianos, las personas entrevistadas respondieron que saben que éstos están protegidos por leyes e instituciones, por lo que en los últimos años no es frecuente que los utilicen en la zona, afirmando que la gente foránea es quien realiza el saqueo, principalmente para su venta y uso medicinal. Aguilar (2005), menciona que en el Sistema Lagunar de Chantuto en la REBIEN, continúa la cacería de ejemplares para la extracción de piel, actividad que realizan personas de otras comunidades aledañas al sitio e incluso de otros estados. Este tipo de aprovechamiento ilegal también se presentó en la Laguna Lagartos, donde se reportó el saqueo de lagarto real por parte de la comunidad, encontrándose 17 cocodrilos muertos atados de manos, patas y mandíbulas, y 19 ejemplares con la misma condición, pero vivos (Sarmiento *et al*., 2018).

Las personas entrevistadas en el SEPA, identificaron a cuatro instituciones que protegen a estos crocodilianos: Campamento Tortuguero-CONANP, SEMARNAT, PROFEPA y MARINA, además mencionan 11 instituciones más que reconocen que se dedican a ello. Es interesante que identifiquen a una de las comunidades aledañas al sitio que se dedica a cuidar crocodilianos, lo anterior, debido a que a través de los Programas de Empleo Temporal (PET) y Programa de Conservación para

el Desarrollo Sustentable (PROCODES) que maneja la CONANP, ha incentivado a la participación de la gente con el monitoreo y vigilancia de los recursos naturales. Esta estrategia ha servido como mecanismo para disminuir el saqueo de flora y fauna.

En lo que respecta al manejo de cocodrilos y caimanes, el 83.64% (n= 138) desconoce si se puede realizar algún tipo de aprovechamiento, sólo una porción de la población entrevistada identifica o asocia las actividades que realiza el Campamento Tortuguero de la CONANP como tipo de aprovechamiento (cursos, proyectos, cocodrilos y caimanes "encerrados" que atrae el turismo); sin embargo, no tienen claro a qué se dedica dicha institución. También identificaron a la UMA El Caimán y criaderos en otros municipios como otro tipo de aprovechamiento, mismos que reconocen porque lo han visto en la televisión.

Aunque no tienen bien definidas las formas de manejo y "aprovechamiento" de crocodilianos, hay sitios como el Castaño en donde la población no contempla la posibilidad de explotar los recursos de la zona, incluyendo a los caimanes (Flores, 2005), situación similar, al Parque Nacional Lagunas de Chacahua (García y Buenrostro, 2015a), donde no tienen claro las posibilidades de aprovechamiento, ya que a pesar de conocer la posibilidad de la crianza en cautiverio de *C. acutus*, no saben la finalidad, el único motivo de extracción de estos ejemplares es para uso medicinal, ya que al igual como describe este estudio, existe la difundida creencia que la sangre de cocodrilo ayuda a combatir ciertas enfermedades.

Hay otros sitios en donde los pobladores creen que los cocodrilos deben ser conservados y aprovechados como atractivo turístico, ejemplo de ello, se hace mención del Río Grijalva en Chiapas (Sarmiento, 2000); en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka´an (Domínguez, 2002), en La Ventanilla, Oaxaca (García, 2005); en Nuevo Vallarta, Nayarit (Hernández, 2005); en San Blas, Nayarit (Hernández, 2010) por mencionar algunos.

En cuanto a la participación, en un proyecto para manejo y el aprovechamiento de cocodrilos y caimanes, el 73.97% (n= 122) de la población entrevistada comentó que estaría dispuesto a participar; sin embargo, la otra porción dijo que no participaría, principalmente por miedo.

Conclusiones

Para las personas entrevistadas es común observar a los cocodrilos y caimanes durante sus actividades diarias. Tienen un amplio conocimiento sobre la biología de la especie, adquirido a través de observaciones, ya que identificaron a las especies (*Crocodylus acutus* y *Caiman crocodilus*) a través de nombres comunes y su morfología. Los pobladores sobre estiman al número de ejemplares, ya que asocian el tamaño de crocodilianos con el aumento de los individuos. Identifican características particulares en los crocodilianos, por lo que les han asignado usos distintos. Para el caso de caimanes son de uso medicinal y para los cocodrilos como alimento, situaciones que han influido en el saqueo de las poblaciones silvestres. De las 22 formas de preparación de la carne de cocodrilo, resultó interesante que el mayor número de recetas fue proporcionado por pescadores, seguido de las amas de casa y los adultos mayores. De igual manera resulta relevante que la población asocie ciertas interacciones de crocodilianos con la fauna doméstica a través de mitos.

Las interacciones humano-crocodilianos, si han impactado en la percepción sobre crocodilianos, ya que hay diferencias entre cada una de las localidades aledañas al sitio en cuanto a la peligrosidad, uso y manejo de las especies. Sin embargo, para ellos es importante conservarlos por la función ambiental, ya que la presencia de estos ejemplares les beneficia en la abundancia de peces y la profundidad de los esteros. Por lo anterior, es importante integrar la participación comunitaria en acciones de conservación y uso sustentable de crocodilianos, e implementar actividades de educación ambiental, enfocado a la importancia, protección y vigilancia del hábitat de las poblaciones de crocodilianos, además de fortalecer el conocimiento sobre la especie y del protocolo de atención a contingencia para prevenir y abordar las interacciones humano-crocodilianos.

Agradecimiento

A mi comité tutorial, a la UNICACH, al CONACYT, al Grupo de Especialistas de Cocodrilos de la IUCN y la Dirección del SEPA de la CONANP. A mis compañeros Abel Durán Peña y Ervin Natarén Peña por su apoyo en el trabajo de campo.

Referencias documentales

Aguilar, A. 2005. Evaluación del estado de conservación del *Caimán crocodilus fuscus* (Mertens, 1943) durante el año 2003-2004, en el Sistema Lagunar de Chantuto, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México.

Álvarez del Toro, M., Sigler, L. 2001. Los Crocodylia de México. IMERNAR - PROFEPA. Ciudad de México.

Cambranis, E. 2009. Conocimiento tradicional del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) en comunidades aledañas a la región de Los Petenes, Campeche, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Campeche. San Francisco de Campeche.

Casas, G., Guzmán, M. 1970. Estado actual de las investigaciones sobre cocodrilos mexicanos. Instituto Nacional de Investigación Biológico Pesqueras - Secretaría de la Industria y Comercio. Ciudad de México.

Cedillo, C., Martínez, J.C., Briones, F., Cienfuegos, E., García, J. 2007. Importancia del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) en los humedales de Tamaulipas, México. *Ciencia UAT* 6 (1): 18-23.

Cupul, G., Rubio, A., Reyes, C., Torres, E., Solís, L. A. 2010. Ataques de cocodrilos de río (*Crocodylus acutus*) en Puerto Vallarta, Jalisco, México: presentación de cinco casos. *Cuadernos de Medicina Forense* 16: 153-160.

Domínguez, J. 2002. Análisis poblacional de *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) y *Crocodylus moreletii* (Duméril, 1851) en el sistema lagunar norte de la Reserva de la Biosfera Sian Ka´an, Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México.

Domínguez, J. 2010. Stocks of American Crocodile and caiman in wetlands of Tonalá, Coast of Chiapas, México. *Crocodile Specialist Group Newsletter* 29 (4): 5-6.

FAO. 1993. La planificación participativa. IDA-FAO-HOLANDA. San José de Costa Rica.

Flores, G. 2005. Caracterización de una población del *Caimán crocodilus chiapasius* en el Castaño, Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

García, J. 2005. Diseño de una estrategia de manejo del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en el estero La Ventanilla, Oaxaca. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa.

García, J. 2013. El conflicto hombre-cocodrilo en México: Causa e implicaciones. *Interciencia* 38 (12): 881-884.

García, J., Buenrostro, A. 2015a. Áreas de interacción entre humanos y cocodrilos (*Crocodylus acutus*) en Chacahua, Oaxaca, México. *Agro Productividad* 8 (5): 25-33

García, J., Buenrostro, A. 2015b. Apreciación local acerca del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) en comunidades rurales del Parque Nacional Lagunas de Chacahua, Oaxaca, México. *Etnobiología* 13(1): 73-80.

Hernández, V. E. 2005. Diagnóstico de la ecología de poblaciones del cocodrilo de río (Crocodylus acutus) y su relación con el hombre, en el Sistema Estuarino El Chino-Laguna El Quelele, Municipio de Bahía de Banderas, Nayarit. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México.

Hernández, H. 2010. Evaluación de la población de cocodrilo de río (*Crocodylus acutus)* en los esteros del municipio de San Blas, Nayarit. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Nayarit. Tepic.

Karremans, J. 1994. Sociología para el desarrollo: Métodos de investigación y técnicas de entrevista. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba.

Martínez, A. 1996. Las poblaciones de cocodrilos (*Crocodylus acutus*) y caimanes (*Caiman crocodilus*) en una zona pesquera de la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas.

Martínez, J., Naranjo, E., Nelson, K. C. 1997. Las poblaciones de cocodrilos (*Crocodylus acutus*) y caimanes (*Caiman crocodilus*) en una zona pesquera de la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. *Vida Silvestre Neotropical* 6 (1-2): 21-28.

Padilla, E., Perera, E. 2012. Anotaciones sobre la percepción del Cocodrilo de Pantano por las comunidades mayas aledañas a la Reserva de la Biosfera a los Petenes. *Revista Latinoamericana de Conservación* 1 (2): 83-90.

Peña, L., García, A., Vega, H., Castillo, A. 2013.Interacciones y percepciones sociales con cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*) en la costa sur de Jalisco, México. *Revista Biodiversidad Neotropical* 3 (1): 37-41.

Sarmiento, M. 2000. Apreciación cultural de Crocodylus acutus por los usuarios del Río Grijalva en Chiapas. Consultado el 10 de enero de 2018. http://www.ecozootecnia.unach.mx/

Sarmiento, Y. 2012. Carga de Combustibles y Percepción Comunitaria de Incendios Forestales en el Santuario Playa de Puerto Arista, Tonalá, Chiapas. Informe Técnico. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Tuxtla Gutiérrez.

Sarmiento, E., Sigler, L. Sarmiento, Y. 2018. Lagoon Lizards: A Merapopulation of the Royal Lizard (*Crocodylus acutus*) in the Biosphere La Encrucijada, Chiapas, México. En: CSG-SSC-IUCN (Comp.) Program & Abstracts 25th Working Meeting of the Crocodile Specialiste Group (). Santa Fe. Pp. 12.

Valdelomar, V., Ramírez, M. A., Quesada, S. G., Arrieta, C., Carranza, I., Ruiz, G., Espinoza, S., Mena, J. M., Brizuela, C., Miranda, L., Matarrita, M., González, J., Calderón, E., Fabio, J., Sauma, A., Sandoval, I., Gómez, A. 2012. Percepción y conocimiento popular sobre el cocodrilo *Crocodylus acutus* (Reptilia: Crocodylidae) en zonas aledañas al río Tempisque, Guanacaste, Costa Rica. *Cuadernos de investigación UNED* 4 (2): 191-212.

Zamudio, F., Bello, E., Estrada, J. 2011. Integrando conocimientos mayas y científicos sobre el lagarto (*Crocodylus moreletii*) en el ejido de Xhazil Sur y Anexos, Quinta Roo, México. En: Bello, E., Estrada, E. I. J. (Eds.) Cultivar el Territorio Maya, Conocimiento y organización social en el uso de la selva. El Colegio de la Frontera Sur - Universidad Iberoamericana. Ciudad de México. Pp.161-188.

Capítulo 15

La paleoetnobotánica como una herramienta para comprender el uso y aprovechamiento de la biodiversidad en el pasado

Benito Jesús Venegas Durán[1]*, Carmen Salazar[1] y Rafael Cobos Palma[2]

Resumen

Palenque es un referente dentro de la arqueología de México y del área Maya, sin embargo, sabemos muy poco sobre cuestiones básicas de subsistencia y alimentación al interior de esta antigua gran ciudad. El presente trabajo es resultado de una investigación doctoral en la que se explica la manera en que los antiguos habitantes del grupo residencial Limón de Palenque, Chiapas, se relacionaban con su entorno inmediato, así como la forma en que aprovecharon y explotaron los recursos naturales a su alcance. De esta manera, fue creado el *Proyecto paleoetnobotánica y arqueobotánica del grupo residencial Limón*, con la finalidad de obtener los datos necesarios en campo y poder ofrecer una perspectiva sobre estas cuestiones. En este capítulo, se ofrecen los resultados que, sin duda, son un parteaguas en los trabajos realizados

[1] Departamento Botánica, Campus de Ciencias Biológicas y agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán, Carretera Mérida-Xmatkuil Km. 15.5 Apdo., Plan de Ayala ÌII, Itzimná, 97100.
[2] Facultad de Ciencias Antropológicas. Km. 1 Carretera Mérida-Tizimín, Cholul. CP 97305
* Autor para correspondencia: benikiiy@gmail.com

en el sitio arqueológico y nos ayudarán a comprender mejor la manera en que el hombre modificó su entorno para su beneficio.

Palabras clave: paleobotánica, arqueobotánica, fitolitos, almidones.

Introducción

Desde los primeros intentos de los antropólogos y arqueólogos para documentar la relación entre el hombre y la naturaleza, podemos ver que surgen algunas respuestas para tratar de explicar la apropiación del medio natural por las diversas culturas del mundo, de lo cual, surgen los fundamentos teóricos de la ecología cultural y la antropología ecológica, con varias propuestas sobre cómo los diversos grupos humanos responden al medio ambiente y cómo las antiguas sociedades resolvieron sus problemas de subsistencia. La Antropología Ecológica fue creada para comprender la relación entre la dinámica de la población, la organización social y la cultura de las poblaciones humanas, así como los ambientes en que éstas viven, pero sin ir más profundo en las respuestas relacionadas con la vida cotidiana (Steward, 1955; Vayda y McCay, 1975; Orlove, 1980; Moran, 1990). Por otro lado, la Ecología Cultural responde a problemas ambientales relacionados con las interacciones entre la sociedad y los seres humanos, en donde se involucran biólogos, antropólogos y arqueólogos (Monk y Alexander, 1975; Helms, 1978).

En 1826, se realiza el primer análisis de cereales, frutos y semillas en contextos arqueológicos funerarios provenientes de algunas tumbas localizadas en el Valle de los Faraones en Egipto; para 1866, en Europa se estudiaron las semillas recuperadas en algunas villas prehistóricas de Suiza y, para 1888, en América se realizaron las primeras identificaciones de material botánico ubicado también, como sucede en Egipto, en contextos funerarios en la costa de Perú (Badal *et al.*, 2003; Giovannetti *et al.*, 2008).

Fue un período de muchas investigaciones realizadas con un enfoque sobre los restos botánicos localizados en contextos arqueológicos y con el gran interés de responder a las cuestiones básicas de supervivencia en épocas antiguas. De acuerdo a los criterios de los arqueólogos,

responder estas interrogantes podrían ayudar en la resolución de temas como la economía, la salud y hasta la política, por lo que los esfuerzos se multiplicaron y comenzaron las primeras discusiones serias de las implicaciones de la explotación del medio por las antiguas culturas, así como los procesos de domesticación y sedentarización en los albores de la humanidad; por lo que desde 1855 surgen estas discusiones, en las cuales, se plantea el origen de la domesticación vegetal y se reconoce la importancia de la utilización de estas técnicas y enfoques dentro de la arqueología (Badal *et al*., 2003; Giovannetti, *et al*., 2008; Lagiglia y Hernández, 2008).

Durante los años cincuenta y sesenta del siglo XX, se realizó una mejora en las técnicas de recolección, separación de muestras, identificación y, en general, del manejo dado tanto a todas las evidencias conseguidas en campo como a los datos obtenidos en laboratorio para su posterior interpretación (Flannery, 1986; Whitaker y Cutler, 1986; Pearsall, 1989; MacNeish, 1992; Smith, 2000); es hasta fechas más recientes que, mediante el uso de nuevas tecnologías y la existencia de microscopios cada vez más precisos y potentes, se han incrementado el número de técnicas de identificación arqueobotánicas, propiciando un aumento en las especies vegetales identificadas y también de nuestro conocimiento respecto a la interacción entre el hombre y su entorno.

Para la década de los setenta y ochenta del mismo siglo, se da un importante avance en los estudios paleoetnobotánicos, sobre todo en el área mesoamericana. Casi todos los proyectos se centraron en la búsqueda de los centros de domesticación de los principales cultivos como maíz, frijol, chile, calabaza, etc., localizando sitios importantes con presencia de restos arqueológicos ligados a los primeros grupos sedentarios en diversos estados de la república mexicana como Oaxaca, Tamaulipas y Puebla. Los investigadores aportaron la base de los trabajos posteriores en la región y nos proveyeron de un marco cronológico bastante robusto y que aún permanece hasta la actualidad. De hecho, de esas primeras investigaciones, surgió la primera lista identificable de plantas explotadas por los primeros grupos sociales establecidos en nuestro territorio (Flannery, 1986; Whitaker y Cutler, 1986; Pearsall, 1989; MacNeish, 1992; Smith, 2000).

En México, la tradición en los estudios paleoetnobotánicos comienza con los primeros análisis de material recuperado en excavaciones en el centro del país, el Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), realizó los primeros estudios en lo que fueron los Laboratorios de Prehistoria en la antigua sede de la Escuela Nacional de Antropología e Historia (ENAH), bajo la dirección del arqueólogo José Luis Lorenzo y que posteriormente se convertirían en la Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico del INAH; la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por su parte, fundó el Laboratorio de Paleoetnobotánica en el Instituto de Investigaciones Antropológicas, y comenzó a recibir material proveniente de las excavaciones llevadas a cabo en Teotihuacán (McClung de Tapia, 1983; Valadez Azúa *et al*., 2010; Molina Vázquez, 2014).

Es también pertinente en este punto, mencionar los trabajos fundamentales de Deborah Pearsall y Dolores Piperno, quiénes han centrado sus trabajos en realizar manuales, protocolos, colecciones de referencia y una gran cantidad de trabajos referentes al estudio paleoetnobotánico que, sin ellos, nos podríamos entender el estado actual de estos temas (Piperno, 1988; Pearsall, 1989).

Paleoetnobotánica

La definición de *paleoetnobotánica* más reconocida es la realizada por Jane Renfrew, y es precisada como "el estudio de los restos de plantas cultivadas o utilizadas por el hombre en el pasado y que han sobrevivido en contextos arqueológicos" (Renfrew, 1973), y es la más ampliamente utilizada dentro de los estudios arqueológicos (Giovannetti *et al*, 2008; Korstanje, 2008).

Por otro lado, Richard Ford define a la paleoetnobotánica como "el análisis e interpretación de los restos arqueobotánicos para proveer información sobre la interacción entre poblaciones humanas y plantas" (Ford, 1981; Korstanje, 2008).

Para fines prácticos de la presente propuesta de investigación, utilizaremos las mismas definiciones utilizadas por Ford y Renfrew para designar la paleoetnobotánica como la correcta interpretación de los

datos obtenidos mediante la arqueobotánica, con el fin de realizar propuestas de usos, dieta, herramientas, religión, usos medicinales, etc., (Hastorf, 1999; Pennington y Weber, 2004; Morehart, 2005; Núñez y Obón de Castro, 2007; Korstanje, 2008; Van Der Warker *et al*., 2016).

La paleoetnobotánica y sus aplicaciones

La paleoetnobotánica constituye uno de los aportes más significativos de las últimas décadas al repertorio de metodologías y técnicas dentro de la Arqueología, por lo que se constituye como unas de las principales fuentes de información para la comprensión de la explotación del medio natural de un sitio (Lentz, 2000; Archila *et al*., 2008; Hageman y Goldstein, 2009; Lentz y Hockaday, 2009; Abramiuk *et al*., 2011; Lentz, 2014; Castillo Acal, 2015; Jones *et al*., 2015; Antolín *et al*., 2016).

Por otro lado, también en fechas recientes, es cada vez más frecuente la aplicación de nuevas metodologías y técnicas igual que el desarrollo de nuevas disciplinas, en muchos casos, derivadas de las ciencias naturales como la arqueobotánica, la zooarqueología, la tafonomía, etcétera; pero muy a pesar de este impulso y de la recién apertura de muchos investigadores hacia la interdisciplinariedad y la multidisciplina, la integración de estas nuevas metodologías se observa de manera clara en la arqueología practicada en el campo de la arqueología prehistórica del Viejo Mundo y hasta hace unas cuantas décadas en Mesoamérica, en el ámbito de los estudios arqueobotánicos (Barba Pingarrón *et al*., 1991; Anero Bartolomé, 2008; Alcatraz, 2013; Ezra *et al*., 2015).

La paleoetnobotánica, entre muchas ventajas, nos permite determinar la manera en que el hombre se relaciona con el medio que lo rodea, así como los procesos de antropización del entorno inmediato y, con esta información, inferir la alteración humana que ejercieron los grupos sociales sobre los ecosistemas del pasado (López Sáez y Peña Chocarro, 2008; Zapata Peña y Peña Chocarro, 2013).

Mediante la paleoetnobotánica, no sólo podemos comprender cómo el hombre se relaciona con su medio, sino también comprender cómo lo aprovechaba en su beneficio para cuestiones alimenticias; estos estudios de alimentación antigua se han convertido en una tendencia cada

vez más popular dentro de las investigaciones arqueológicas, con un creciente número de especialidades que nos proporciona una variedad de información sobre el tema (Lentz, 2000; Hutson *et al*., 2007; Trabanino y Liendo Stuardo, 2010; Fisher, 2014; Lentz *et al*., 2014; Trabanino, 2014; Capparelli *et al*., 2015; Hald *et al*., 2016; Lentz, *et al*, 2016).

El gran avance tecnológico que se ha tenido en las ciencias durante los últimos cuarenta años, específicamente en la arqueología, nos ha permitido pasar de los hallazgos espectaculares a obtener datos igual de valiosos en los materiales como semillas, polen, fitolitos o incluso maderas carbonizadas, los cuales reflejan acontecimientos relacionados con la subsistencia cotidiana, así como los medios y actividades para la obtención de comida; aunado a estas acciones, los datos obtenidos también nos proporcionan información sobre la organización de la producción de alimentos, la labranza de campos, el procesamiento de cultivos, cocción de alimentos, usos medicinales, etcétera (Staller Carrasco, 2010; Bescherer Metheny, 2015; Levin, 2015; Hald *et al*., 2016).

Dentro de la aleoetnobotánica existen dos vertientes para la identificación de restos vegetales ubicados en contextos arqueológicos: el estudio de restos macrobotánicos (semillas, carbones, madera, restos vegetales y fibras) y el estudio de los restos microbotánicos (almidones, polen, fitolitos, análisis de ADN, isótopos, etc.), para lo cual, cada especialidad ha desarrollado las técnicas necesarias para realizar el trabajo de caracterización taxonómica (Piperno, 1988; Pearsall, 1989; Hastorf, 1999; Lentz, 2000; VanDerwarker *et al*., 2016).

El enfoque paleoetnobotánico y arqueobotánico con ambas especialidades -tanto macro y microbotánica- nos permite relacionar las actividades de subsistencia en un espectro más amplio de actividades económicas de cualquier sitio arqueológico y, por lo tanto, de la comunidad que habitó ese lugar, por lo que la interrelación entre ambas es inseparable si queremos aproximarnos a una explicación más fidedigna del pasado (Morehart, 2002; Morehart *et al*., 2004; Fedick, 2010; Abramiuk *et al*., 2011; Robinson y McKillop, 2013; Fisher, 2014; Lentz, 2014).

Paleoetnobotánica en el área maya

Como sucedió en muchos sitios arqueológicos alrededor el mundo, en el área Maya, al comienzo, se pretendió dar forma a cuestiones básicas que no se habían planteado hasta ese momento, ¿cómo estaba integrada la vegetación de los diversos sitios arqueológicos durante su época de máximo apogeo y antes del contacto con los españoles? Para lo cual, se manifestaron una gran cantidad de propuestas que respondían de manera parcial a dicha cuestión y, básicamente, se enfocaban en las prácticas de agricultura asociadas a los diversos grupos que habitaron esta región (Barrera, 1989; Rico Grey, 1992; Nigh, 2008; Trabanino, 2014; Castillo Acal, 2015; Ford y Nigh, 2015).

Estas prácticas forestales incluían la famosa técnica de roza, tumba y quema para la modificación del paisaje y la intensificación de la agricultura, al igual que otras técnicas como la rotación y abandono de las milpas para su explotación de una manera racional, el terraceo agrícola, además de la protección y preferencia de ciertas especies de árboles sobre otras por sus cualidades económicas, todas ellas englobadas dentro de lo que se ha denominado prácticas de agroforestería maya (Hayden y Cannon, 1983; Rico Grey, 1992; Lentz, 2000; Colunga García y Zizumbo Villarreal, 2004; Wyatt, 2008; Fedick, 2010; Trabanino, 2014; Ford y Nigh, 2015), y en algunos casos, sin ir a un detalle más específico sobre las especies explotadas para consumo por los grupos humanos.

La mayoría de los esfuerzos se han centrado en la posible sobreexplotación del medio natural y sus consecuencias devastadoras para el entorno, como la deforestación, la sequía, el agotamiento de los suelos, la erosión, etc., y al posterior colapso de la civilización maya (Rico Grey, 1992; Anselmetti *et al*., 2007; McNeil *et al*., 2010; Staller y Carrasco, 2010; Mariotti Lippi, 2012; Trabanino, 2014; Negrete Gutiérrez, 2015).

Gracias a los nuevos avances en los enfoques, metodologías y técnicas de la paleoetnobotánica y, por supuesto, a los nuevos avances tecnológicos, podemos ir más allá y comprender de una manera más fina la relación entre el ser humano y las diferentes especies vegetales que lo rodean para su uso, apropiación y explotación (Rico Grey, 1992; Lentz, 2000; Morehart *et al*., 2004; Anselmetti *et al*., 2007; McNeil *et al*., 2010;

Staller y Carrasco, 2010; Mariotti Lippi, 2012; Lentz *et al*., 2014; Trabanino, 2014; Jones *et al*., 2015; Negrete Gutiérrez, 2015).

Mucho hemos avanzado en la arqueología, desde los primeros acercamientos de la ecología cultural hasta el enfoque paleoetnobotánico, en el tratamiento de los restos vegetales hallados en contextos arqueológicos -y aún nos faltan técnicas por perfeccionar-, pero es evidente que se ha llegado a un nivel de especialización bastante aceptable para realizar las identificaciones botánicas necesarias.

Como se mencionó algunas líneas arriba, aún existen áreas culturales en Mesoamérica en las cuáles se ha hecho muy poco o nada respecto al enfoque paleoetnobotánico, por lo que es muy difícil poder inferir de una manera correcta el tipo de explotación del medio local por parte de sus antiguos ocupantes.

En este caso en particular, existe un serio vacío de información en cuanto a cuestiones arqueobotánicas y paleoetnobotánicas en nuestra área de interés, salvo algunas excepciones en la región (Trabanino, 2014); para el sitio de Palenque, no existe información pública disponible para comprender la interacción entre los antiguos palencanos y el medio natural que los rodeaba (Venegas Durán, 2019).

Área de estudio

Ubicado a 156 kilómetros de la ciudad de Villahermosa, el municipio de Palenque se localiza sobre las primeras estribaciones de la sierra de San Juan, dicho espacio geográfico, presenta una vegetación de selva alta perennifolia que domina el paisaje de la llanura costera del actual estado de Chiapas y Tabasco (Venegas Durán, 2019).

La región de Palenque, Chiapas, se encuentra inmersa dentro de una región fisiográfica que se ha denominado Tierras Bajas Noroccidentales; el municipio se ubica en la región norte del estado de Chiapas, colindando con el estado de Tabasco al norte y oeste, al este con la república de Guatemala y al sur con el municipio de Ocosingo, emplazado en la región económica VI Selva (figura 1).



Figura 1. Ubicación del municipio de Palenque (tomado de Google Maps).

La zona arqueológica de Palenque se localiza a 9 kilómetros de la población moderna de Santo Domingo de Guzmán de Palenque y ocupa un área de 1 491 hectáreas en lo que es el Parque Nacional Palenque, es uno de los sitios arqueológicos más importantes del área Maya y sin duda un referente dentro de la arqueología nacional (figura 2).



Figura 2. Zona arqueológica de Palenque (tomado de Barnhart, 2001).

El conjunto residencial Limón, es un conjunto habitacional localizado en una franja de terreno que se encuentra entre los ríos Picota y Piedras Bolas, justo al norte del conjunto Piedras Bolas y a casi dos kilómetros al oeste del núcleo central de Palenque (Venegas Durán, 2019).

La mayor parte de las estructuras se encuentran sobre el margen sur del río Picota y sobre el margen oeste del río Piedras Bolas, aprovechando de alguna manera los recursos fluviales disponibles y por supuesto también el flujo continuo de agua para consumo y uso personal cotidiano. En la parte central del Conjunto Limón (al este de la estructura L 74), en donde se tiene un espacio abierto, que probablemente fue utilizado como un área pública (una plaza, un lugar de mercado o simplemente un espacio vacío). Este espacio abierto contrasta con la gran densidad habitacional en los conjuntos Xinil Pa´ y Retiro de Moisés ubicados hacia el sur (Barnhart, 2001) (figura 3).



Figura 3. Vista general sur-norte en campo del Grupo Residencial Limón (fotografía de Yael Sánchez).

Propuesta de investigación

El objetivo central de la presente investigación fue realizar un análisis paleoetnobotánico para identificar las diferentes especies vegetales (plantas, semillas, frutos, madera, etc.) que estuvieron disponibles para los habitantes de un complejo residencial en la antigua ciudad maya de Palenque. Esta investigación permitió una reconstrucción bastante acertada de las especies de plantas, madera y alimentos utilizados en la subsistencia de los miembros de esta unidad doméstica, desde el periodo Preclásico hasta su abandono durante el Clásico Tardío (250 a. C.- 900 d. C.).

Mediante los trabajos arqueológicos realizados, se pudo explorar el grado en que los ocupantes de este conjunto residencial manipularon el entorno natural y las actividades vinculadas para obtener alimento; los datos obtenidos también nos proporcionaron información sobre la organización de la producción de alimentos, labranza de campos, cultivos, cocción de alimentos, usos medicinales, uso utilitario de la madera y algunas pistas sobre condiciones de salud derivada de la dieta consumida.

Se trató de un proyecto interdisciplinario apoyado por la arqueobotánica, la carpología, la antracología, la biología y la bioarqueología, en dónde se pudo responder a preguntas importantes sobre la vida cotidiana de los habitantes de esta unidad residencial en el antiguo asentamiento maya de Palenque.

Los resultados obtenidos me permitieron determinar, la lista de productos tanto vegetales como animales a los cuales tuvieron acceso los antiguos mayas de Palenque, así como la forma en la que explotaron el medio natural que rodea el complejo habitacional mencionado y cómo este proceso de antropización afectó el entorno inmediato; con esta información fue posible inferir la alteración causada por los grupos sociales a los ecosistemas en el pasado, como ha sucedido con otras investigaciones similares en otros sitios arqueológicos del área Maya (Ford, 1981; Lentz, 1999; Morehart *et al.*, 2004; Fedick, 2010; Trabanino, 2014; Castillo Acal, 2015, Ezra *et al.*, 2015; Ford y Nigh, 2015; Castillo Acal, 2017).

Gracias al análisis paleoetnobotánico realizado, podemos comprender cómo el hombre se relacionó con su entorno, pero también cómo lo

tomó para su aprovechamiento y ventaja en cuestiones de procuración de alimentos. Estos estudios se han convertido en una tendencia cada vez más popular dentro de la investigación arqueológica, con un creciente número de especialidades que ofrece una variedad de información sobre el tema (Staller y Carrasco, 2010; Bescherer Metheny, 2015; Levin, 2015; Hald *et al*., 2016).

Mediante los diversos análisis practicados al material arqueológico recuperado, fue posible llevar a cabo un registro detallado de las especies vegetales y animales utilizadas por los habitantes del conjunto residencial Limón, y con estos datos ofrecer información sobre el paisaje y la biodiversidad en el pasado, así como también información sobre prácticas de agricultura, los procesos relacionados con la obtención y la transformación de productos vegetales en alimentos preparados y consumidos al interior del grupo, la identificación de especies animales consumidas, la identificación de especies vegetales usadas en los instrumentos de molienda y en los fogones, así como la utilización y frecuencia de las vasijas y formas cerámicas; la paleoetnobotánica nos permite acercarnos al modo de actuación y los procesos asociados a la alteración humana de los ecosistemas del pasado (Trabanino, Liendo Stuardo, 2010; Trabanino, 2014; Montero López *et al*., 2016).

Sin duda, la comparación y las analogías con la evidencia etnográfica de grupos actuales nos acercarán a una mejor comprensión de los espacios agrícolas en las inmediaciones de Palenque, así como sus prácticas de subsistencia y manejo del medio natural en el que se localizaban. Sin duda alguna, también se puede proponer, mediante las especies vegetales y animales identificadas, en qué grado de deterioro ambiental se encontraba el entorno inmediato del grupo Limón, y sus procesos de antropización (Trabanino, 2012).

La paleoetnobotánica sin duda, nos ayudará a llenar vacíos de información no disponibles en los textos epigráficos e iconográficos, para conciliar así la evidencia arqueológica con los resultados de los análisis pertinentes y ofrecer nuevos aportes al entendimiento de la subsistencia de un grupo arquitectónico prehispánico maya y su lugar dentro del entramado político y social de la antigua ciudad de Palenque.

Planteamiento del problema

En nuestro interés por comprender e identificar la naturaleza de la interacción hombre-reino vegetal al interior de un conjunto residencial de la antigua ciudad de Palenque, Chiapas, nos preguntamos: ¿Qué especies de plantas fueron utilizadas al interior del conjunto arquitectónico Limón de Palenque? ¿Cuáles especies fueron utilizadas como alimento? ¿De existir su identificación, cuáles fueron usadas con fines medicinales? ¿Qué tipo de árboles fueron ocupados como especies maderables utilitarias y cuáles para combustible? ¿Qué tipo de dieta posible resultó de la disponibilidad de especies vegetales al interior del conjunto? ¿Existe algún tipo de patología oral derivada de la dieta propuesta? ¿Qué tipo de manejo forestal se puede inferir de acuerdo con las especies vegetales localizadas? (Venegas Durán, 2019).

Metodología y técnicas de investigación

Como ha sido mencionado en la literatura arqueológica, previas excavaciones e investigaciones etnohistóricas en Mesoamérica (Killion, 1992; Santley, Robert y Kneebone, 1993) y el área maya (Deal, 1983; Hayden y Cannon, 1983), han mostrado que el área alrededor de las estructuras habitacionales es un buen lugar para buscar basureros estratificados, mismos que se han formado por la acumulación sucesiva de desechos que son removidos constantemente de las áreas donde se utilizaron originalmente. De tal forma, podemos reconstruir objetivamente el rango total de actividades que se realizaban en el grupo, aun cuando la recuperación de las áreas de actividad específicas necesite de metodologías más complejas (Manzanilla, 1981; 1987; López Bravo, 1995; 2013; Manzanilla, 2016).

Por otro lado, sabemos que la limpieza rutinaria de patios y áreas comunes ocasiona que los lados y sección trasera de las estructuras tienden a presentar mayor deposición que el frente, de donde los desechos son rutinariamente barridos, gracias a la identificación y documentación de este patrón en Palenque, permitió recuperar varios basureros en unidades habitacionales de élite (López Bravo, 1995) y que mediante

los artefactos recuperados, pudieron ser asociados a eventos arquitectónicos específicos.

De esta manera, fue creado el *Proyecto paleoetnobotánica y arqueobotánica del grupo residencial Limón*, con la finalidad de obtener los datos necesarios en campo y poder ofrecer una respuesta a las preguntas que hemos planteado. Se realizó la excavación de 7 pozos de sondeo de 1x1 m en el conjunto arquitectónico Limón, ubicado en el sector oeste del sitio (Figura 4), con la finalidad de recuperar muestras de suelo y artefactos asociados a la ocupación de dicho conjunto; los pozos de sondeo fueron ubicados en espacios abiertos como patios y plazas, y en la conjunción de varias estructuras habitacionales (Venegas Durán, 2019).



Figura 4. Grupo Residencial Limón (modificado de Barnhart, 2001).

Para realizar las excavaciones, se formaron dos equipos de trabajo integrados por un arqueólogo titulado y tres pasantes de arqueología, con la finalidad de excavar dos pozos al mismo tiempo. La excavación se realizó siguiendo estratigrafía cultural, subdividiendo en niveles métricos de 20 cm cada uno, cabe recordar que los pozos se excavaron hasta llegar a roca madre u horizonte estéril cuando así se presentó (figura 5).



Figura 5. Excavación de pozo estratigráfico 1, vista norte-sur.

Con el fin de proponer la posible dieta al interior del citado conjunto residencial, así como la explotación del medio local y la disponibilidad de plantas cultivadas y silvestres, se realizó un análisis paleoetnobotánico como los realizados en diferentes áreas de Mesoamérica, con la finalidad de identificar fitolitos, almidones, carbón y semillas; de esta manera, los resultados aquí obtenidos, se agregarán a los estudios de la región y con ello incrementar las propuestas de alimentación en época prehispánica (Lentz, 1999; Morehart et al., 2004; Trabanino, 2014).

Para obtener dichas muestras, se obtuvieron muestras de tres kilos de suelo para flotación, provenientes de cada uno de los sondeos realizados con la finalidad de recobrar restos macrobotánicos (semillas, carbón, restos vegetales, restos animales) y microbotánicos (fitolitos, polen y almidones), cuando la muestra recuperada así lo permitió.

El material fue procesado en campo con una sencilla técnica de flotación manual, en donde las muestras de suelo o sedimento fueron colocadas en bolsas de hilo multifilamento de poliamida (tul) con una apertura de 100 micras, fueron puestas en una cubeta a la cual se añadió agua, mezclando de manera efectiva todo el contenido y diluyendo todas las arcillas, arenas y demás restos de suelo, quedando atrapadas solo las partículas más gruesas; esta operación se repitió en por lo menos dos ocasiones para recuperar la mayor cantidad de evidencia posible (Venegas Durán, 2019).

También se realizó un muestreo, recolección y listado florístico del entorno del conjunto arquitectónico Limón, con la intención de enlistar las especies biológicas más representativas de la flora actual *in situ*; el muestreo de la vegetación se realizó en una parcela de 20 x 20 m para la representación de árboles. Posteriormente, dentro de la misma parcela, se muestreó un área de 5x5m para arbustos y vegetación menor a 200 cm de alto y se finalizó con un área de 1x1m en dónde se identificó hierbas en un rango de 2-199 cm de alto (Mostacedo y Fredericksen, 2000; CONAFOR, 2011) (figura 6).



Figura 6. Recolección botánica en campo (fotografía de Yael Sánchez).

Para realizar la identificación de los materiales recuperados, se realizó su traslado a las instalaciones del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la UADY para su observación en laboratorio con microscopios ópticos y estereoscópicos. En el caso de la identificación de carbones o maderas, se realizaron los protocolos habituales con la realización de cortes transversales y longitudinales para su observación en microscopio estereoscópico, y posteriormente se comparó con la anatomía de los carbones recuperados en excavación con ejemplares de maderas actuales referenciados en varios sitios de la web, así como en publicaciones especializadas y un pequeño catálogo de referencia con maderas actuales calcinadas (Venegas Durán, 2019), este análisis fue realizado por el maestro en arqueología David Castillo Acal.

La mayor parte de la evidencia de investigación se centró en la recuperación, identificación y caracterización de fitolitos; los fitolitos son cristales de sílice que se depositan en los espacios intercelulares de la epidermis de hojas, tallos, raíces, etcétera, y se conservan aun cuando la materia orgánica de la planta ha desaparecido. Dichos cristales presentan formas distintivas en cada especie vegetal, por lo que, a través de su recuperación y análisis, permiten la identificación de las especies vegetales usadas en el pasado (Venegas Durán y Salazar, 2019).

Es importante mencionar que el análisis de fitolitos puede ser aplicado en arqueología en por lo menos dos niveles principales: la primera como una aplicación general en la cual los fitolitos proveen información ambiental y paleoambiental, mientras que por otro lado, el estudio de fitolitos en unidades domésticas y artefactos arqueológicos nos revelan resultados similares a los obtenidos con otros sistemas (polen, semillas, cáscaras, fragmentos carbonizados, etcétera) y por supuesto los complementan y fortalecen. Por tanto, la propuesta del análisis multiproxy es de gran ayuda, ya que agrega datos valiosos a los resultados provistos por otras evidencias (Venegas Durán, 2019).

En este caso se utilizaron y adaptaron los protocolos establecidos por el profesor Gaspar Morcote-Ríos de la Universidad Nacional de Colombia quien, durante los últimos diez años, se ha especializado en la obtención e identificación de fitolitos de diversas especies vegetales

en sitios prehispánicos de la Amazonía colombiana (Morcote-Ríos y Bernal, 2001; Morcote-Ríos *et al*., 2015; 2016)

Por otro lado, se realizó también un análisis de gránulos de almidón, que fueron recuperados en herramientas líticas y cerámica, para determinar las especies vegetales que fueron utilizadas en esos implementos, para lo cual se realizaron los protocolos pertinentes que fueron practicados por los arqueólogos Moisés Herrera Parra y por María Novelo Pérez.

De la misma manera, también se realizó un análisis zooarqueológico con la finalidad de identificar las especies animales que fueron explotadas y utilizadas como parte de la alimentación de los integrantes de este conjunto residencial, este análisis fue realizado por la arqueóloga Elizabeth Ojeda Rodríguez.

La presente propuesta sin duda buscó en todo momento mejorar nuestra comprensión de los modos de vida en el pasado, para lo cual se incorporó un análisis bioarqueológico focalizado en patologías orales derivadas de la dieta consumida por los habitantes del conjunto residencial estudiado, debemos recordar que las caries y la pérdida de piezas dentales, son un proceso de una enfermedad infecciosa y transmisible que se desarrolla como la progresiva destrucción de la estructura dental iniciada por la actividad de microbios en la superficie de los dientes (Whittington, 1991; White, 1999); este análisis fue llevado a cabo por la doctora Janevi Joana Cetina Batún, del Posgrado en Ciencias Antropológicas de la Facultad de Ciencias Antropológicas de la UADY.

Resultados

Una vez concluidos los resultados de los análisis practicados, podemos ofrecer una panorámica bastante interesante en diversos apartados del análisis del material arqueológico recuperado en excavación que nos pueden arrojar datos comprobados sobre el uso y explotación del entorno natural que rodeaba el grupo Limón de Palenque.

Restos cerámicos

De acuerdo con el análisis cerámico, podemos afirmar y reforzar la propuesta de la cronología relativa del conjunto arquitectónico, la cual se remonta al periodo Preclásico Tardío (150 a.C-100 d. C) hasta el abandono de la ciudad en el periodo Clásico Tardío terminal (810-1100 d. C) (Venegas Durán, 2019).

La mayoría de los fragmentos cerámicos analizados, corresponden a cerámica utilitaria doméstica (platos, cazuelas, cajetes, ollas, cuencos, vasos) indicando sin duda que la mayor actividad presente en los espacios donde se dedicó a la fabricación y consumo de alimentos en las plataformas y edificios cercanos.

De la misma manera, fue posible recuperar una gran cantidad de lítica pulida y tallada, lo que permite inferir el carácter habitacional del conjunto, además de ser un lugar en donde se estuvo realizando la fabricación de herramientas para su utilización en labores domésticas, de preparación de alimentos e instrumentos de trabajo; la gran cantidad de desecho de talla así como la variedad de técnicas de trabajo observadas en los restos de obsidiana, sílex e incluso caliza, dan la pauta para sugerir, incluso la ubicación de un pequeño taller o área para fabricar dichos instrumentos (Venegas Durán, 2019).

Restos macrobotánicos

Los resultados graficados muestran 31 especies vegetales identificadas completamente, cuatro solo se pudieron identificar hasta nivel de Familia, además de los fragmentos no identificados. En cuanto a los restos macrobotánicos, podemos notar una presencia de especies vegetales comestibles, maderables y hasta medicinales; se ha podido identificar la presencia de *Zea mays*, *Capsicum annum*, *Annona sp*, *Cissampelos pareira*, *Crescentia cujete*, *Spondias purpurea*, *Psidium guajava*, *Pimenta dioica*, *Acalypha mexicana*, *Crotalaria longirostrata*, *Enterolobyum cyclocarpum*, *Vitis tiliifolia*, entre otras (figura 7).

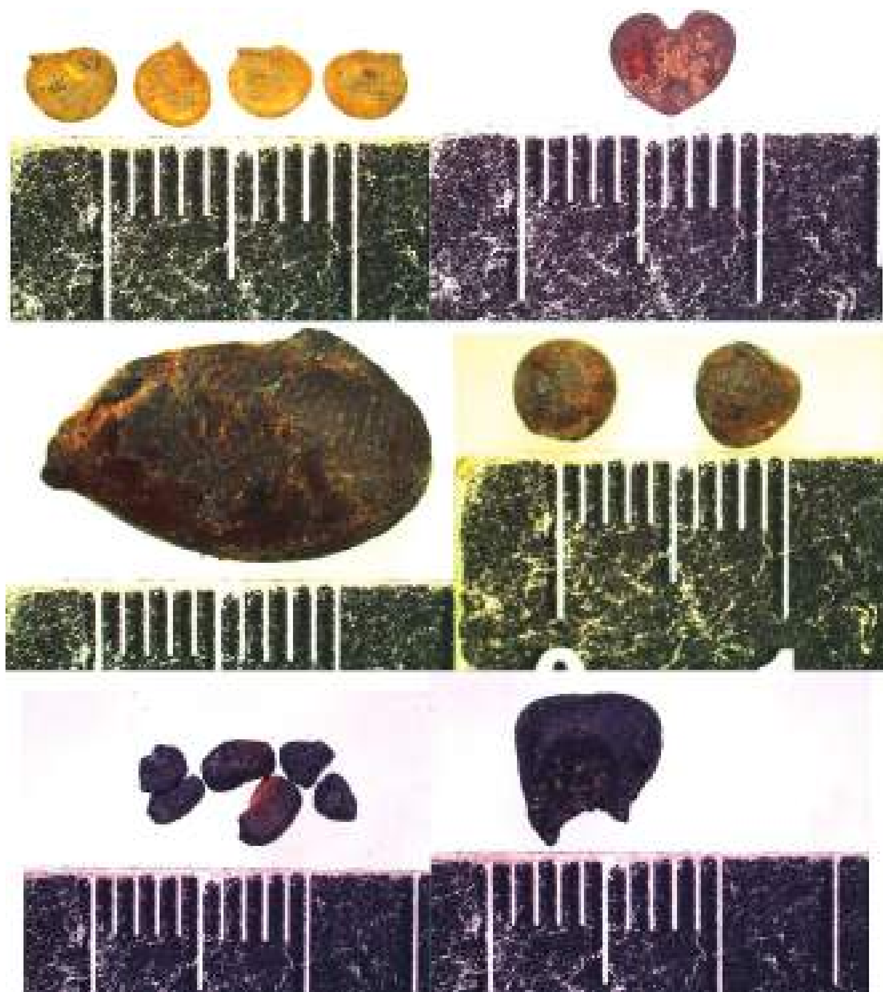


Figura 7. Restos macrobotánicos. Primera línea lado izquierdo: *Capsicum* spp, lado derecho *Crescentia* spp. Segunda línea lado izquierdo: *Manilkara zapota*, lado derecho, *Pimenta dioica*. Tercera línea lado izquierdo *Psidium guajava*, lado derecho *Zea mays*. Escala gráfica: 1 centímetro.

De igual manera, es vital hacer notar que que con la ayuda del biólogo Ricardo Zaras Pérez, del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la UADY, así como del magister Juan Miguel Kosztura

Núñez de la Universidad Nacional de Colombia, se realizó una colección de referencia de fitolitos con especies comestibles recolectadas en Tabasco y Palenque, lo que nos sirvió como referente para la comparación de morfotipos al momento de identificar y caracterizar los fitolitos provenientes de las muestras de sarro y de sedimento (Venegas Durán, 2019).

Fitolitos

Se realizó la identificación de fitolitos en sedimento y sarro dental, siendo muy importante notar que en los restos óseos de los entierros recuperados presentan un estado de conservación regular, pero, aunque las piezas dentales se encontraban completas, tenían muy poco sarro acumulado, por lo que se tomaron ocho muestras de las cuales se pudo recuperar al menos tres fitolitos de formas alargadas, correspondientes a gramíneas no identificadas de la subfamilia Panicoideae y lo que parece un granulo de polen que por los alcances de la presente investigación, no pudo ser identificado.

En cuanto a los fitolitos en sedimento fue posible localizar fitolitos pertenecientes a la familia de las gramíneas subfamilia Festucoideae, Pooideae así como a la familia Arecaceae; estas familias y subfamilias se caracterizan por crecer en lugares templados y húmedos (figura 8).

Las formas de fitolitos que predominan son rectángulos, esferas, cuadrados o elípticos, de la misma manera el grupo Panicoideae es característico de climas secos y templados, aunque también crece en lugares con climas tropicales y subtropicales adaptándose en pocas ocasiones a climas templados (Piperno, 1988; Pearsall, 1989; Albert, 1995; Albert *et al.*, 2015).

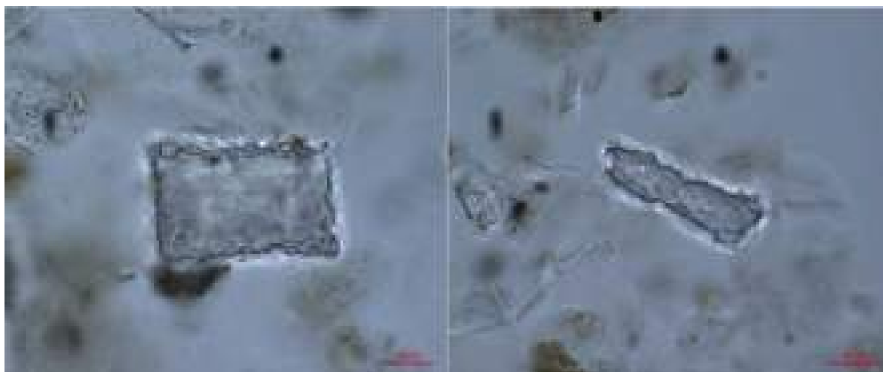


Figura 8. Lado izquierdo fitolito alargado con borde granuloso; lado derecho fitolito rectangular con borde granuloso. Fotografía de Felipe Barredo Pool.

Almidones

En los resultados referentes al análisis de gránulos de almidón, se obtuvo un total de veinticuatro almidones en ocho de las doce muestras analizadas. Entre las especies identificadas se encuentran: chile (*Capsicum* spp.), maíz (*Zea mays*), almidones afines a tubérculos como camote (*Ipomea batatas*); sobresalen almidones con características morfológicas afines a fabáceas entre las que es posible se encuentre la especie de *Phaseolus* spp.; así también, algunos de los almidones no fue posible identificarlos con alguna morfología conocida, pero sin duda, sus características destacan la presencia de almidones de distintas especies (figura 9).

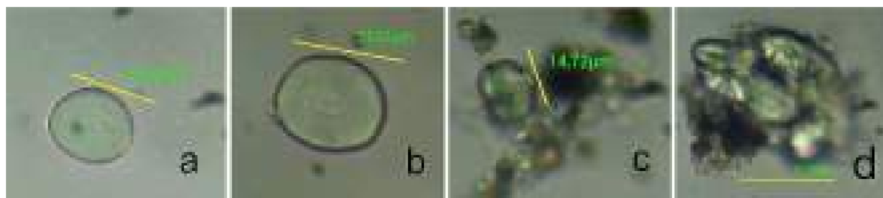


Figura 9. Algunos de los almidones identificados. a) Afín a frijol (*Phaseolus* spp.). b) Afín a *Canavalia* spp. c) Maíz (*Zea mays*) y d) Grupo de almidones de chile (*Capsicum* spp.). (Fotografías de Moisés Herrera Parra y María Novelo Pérez).

Restos antracológicos

A las especies antes mencionadas debemos sumar los restos identificados de algunos árboles de los cuales fueron hallados restos de carbones y que forman parte del material antracológico recuperado durante las excavaciones. Cabe señalar especies maderables entre las que destacan las siguientes: *Pinus* spp, *Tabebuia rosea*, restos de fragmentos de carbón de la familia Burseraceae. También fueron recuperados fragmentos que pertenecen al género *Malpighia*, otra identificación positiva ocurrió con *Callophylum brasilense* (barí) (Venegas Durán, 2019).

Recordemos que la madera de los árboles no solo pudo formar parte de combustible para los fogones o material para construcción, los restos de carbones hallados pertenecientes a diversas especies pudieron cumplir otras funciones dentro de la cadena de operación.

Restos zooarqueológicos

En cuanto a la caracterización de restos de fauna arqueológica por parte de la arqueóloga Elizabeth Ojeda del Laboratorio de Zooarqueología de la Facultad de Ciencias Antropológicas de la UADY; podemos mencionar que se localizaron restos de peces, tortugas, mamíferos e insectos, los cuales incluyen pez bagre (*Bagre* spp), huachinango (*Lutjanus campechanus*), armadillo (*Dasypus novemcinctus*), tortuga casquito (*Kinosternon acutum*), róbalo (*Centropomus undecimalis*), pez sierra (*Pristis pectinata*) entre otros.

Fue muy notorio el uso y explotación de una especie de molusco muy apreciada en la época moderna en la región de Palenque, me refiero a *Pachychylus largillierti*, que fue recuperado en todas sus fases de aprovechamiento (en muchos casos completo y en otros casos en proceso de utilización para su consumo, ya que muchos ejemplares no contaban con el ápice de la concha, lo que implica su consumo); fue colectado en las inmediaciones del río Piedras Bolas o el Picota y almacenado al interior de los diversos edificios donde realizamos las excavaciones. Pero no fue la única especie ubicada, también fue posible recuperar especies como *Helicina* sp., *Lucidella lirata*, *Coelocentrum tomacella*, *Choanopoma terecostatum*, entre otras (figura 10).



Figura 10. Identificación de restos zooarqueológicos por nombre común identificados.

Consideraciones finales

Sin duda alguna, la identificación y recuperación de las especies vegetales usadas en un pequeño conjunto habitacional de la antigua ciudad de Palenque nos puede hablar de los recursos fitogenéticos y faunísticos con los cuales contó dicho espacio, para su uso y explotación. Este estudio representa una ventana por la cual podemos mirar hacia el pasado e interpretar cuál era la diversidad forestal y de alimentos durante el periodo Clásico (250-700 d. C). Respecto a los restos macrobotánicos localizados, tenemos que, de las 31 especies localizadas, casi la totalidad de ellas, fueron de uso utilitario, tanto como fuente de alimentación, medicinal, así como parte de elementos constructivos y herramientas (Venegas Durán, 2019).

Este es sin duda en Palenque el primer estudio paleoetnobotánico y arqueobotánico que se realiza en el sitio. Entre los restos macrobotánicos existen hallazgos dignos de mencionar como los restos calcinados de granos de maíz (*Zea mays*) y fragmentos de una mazorca, además de los restos de *Capsicum* spp. (chile), *Psidium guajava* (guayaba), *Crotalaria*

longirostrata (chipilín), *Pimenta dioica* (pimienta), *Manilkara zapota* (zapote), *Spondias purpurea* (jocote, ciruela) entre otras especies.

La evidencia recobrada del Grupo Arquitectónico Limón nos lleva a proponer una variedad importante de productos comestibles, muy similar a los restos localizados en otros sitios arqueológicos del área maya y que han sido documentados en diversas ocasiones (Lentz 1999a: 1999b; 2000; Miller y Schaal, 2005). La lista anterior de alimentos se complementa con especies como *Phaseolus* spp. (frijoles), *Ipomea batatas* (camote). Estos fueron identificados por los restos de almidones hallados en metates y fragmentos cerámicos correspondientes a bordes y fondos de ollas, los cuáles fueron usados muy probablemente molidos, en pastas, disueltos, hervidos o como parte de bebidas (Venegas Durán, 2019).

Debemos recordar que los restos zooarqueológicos de los sitios mayas, no solo nos pueden servir para determinar patrones alimenticios, de aprovechamiento y explotación de ciertas especies animales, como sabemos también los derivados de los animales como los huesos, las astas, cuernos, dientes, piel, etc., son utilizados para la fabricación de herramientas y artefactos, así como también para adornos personales o parte de los rituales religiosos organizados por las élites, por lo que su identificación, análisis y estudio, nos pueden hablar de diferenciaciones jerárquicas y de estatus al interior de cualquier grupo social (Emery, 2004; Götz, 2014).

En cuanto a los restos de fauna, hay datos que son muy interesantes, pues casi la totalidad de los peces identificados, no son originarios de la región, lo que indica que fueron transportados largas distancias, resulta muy interesante el poder explicar la forma en que la mayoría de los peces fueron capturados y luego transportados largas distancias hasta llegar a Palenque y posteriormente llevados a este pequeño conjunto (Venegas Durán, 2019).

Cabe destacar que la mayor parte de restos de fauna arqueológica pertenecen a tortugas del orden Testudines y la Familia Kinosternidae, está representada en el 40% del total de los restos recuperados (Venegas Durán, 2019).

La falta de restos zooarqueológicos de estos grandes animales, pueden ser considerados como un acceso diferencial a ciertos productos, lo que

revelaría condiciones jerárquicas o de estatus especiales respecto a otros conjuntos habitacionales o diferentes estratos sociales. Se supone también una especialización de materias primas trabajadas y por consiguiente una diferenciación en el aprovechamiento de fauna (Emery, 2007).

Los restos de carbones localizados pertenecen a madera que formó parte de árboles en algún momento y que también pudieron haber servido como cercas vivas tal como se hace en la actualidad y pudieron ser usados como un delimitante natural entre los diversos conjuntos arquitectónicos. Esta es una de las prácticas de agroforestería menos investigadas en el área maya y que hasta épocas recientes se ha puesto en claro su papel como delimitante y retenedor natural de suelos, evitando la erosión, en algunos estudios llevados a cabo en Honduras, se ha reportado un beneficio económico importante, pues proveen de fruta, leña, sombra, postes y por supuesto su papel primordial como barrera física (Sánchez *et al*., 2013).

De los resultados obtenidos mediante la identificación de fitolitos en muestras de suelo proveniente de los diferentes puntos en los cuales se practicaron las excavaciones, predominan los fitolitos de gramíneas y concuerdan con las observaciones y abundancia en diferentes contextos arqueológicos alrededor del mundo; Si bien los resultados obtenidos con los fitolitos recuperados en el sedimento, no nos permite detectar formas diagnósticas de especies comestibles o especies de uso cotidiano o de importancia para los antiguos mayas, sí nos hablan de un medioambiente en el que están presentes los pastos. Estos pastos surgieron cuando la actividad humana comenzó a desmontar áreas de vegetación primaria para habitación o agricultura, lo que es aprovechado por estas pioneras que de inmediato comienzan a posicionarse en estos espacios. Por lo tanto, puedo proponer que, en la mayor parte del Grupo Arquitectónico Limón, no había vegetación importante, salvo la de los árboles que pueden ser aprovechados para sombra o frutales y en el estrato herbáceo dominancia de gramíneas (Venegas Durán, 2019).

La presencia de fitolitos en el sarro dental y la ausencia de formas diagnósticas de especies comestibles mesoamericanas, además de la poca presencia de tártaro dental, solo puede explicarse por una higiene bucal bastante elaborada para evitar la concentración de esta placa bacteriana. Esta limpieza bucal, evitó enfermedades más complejas y probablemente

se utilizaron pastos para pasarlos entre los dientes y evitar de esta manera la acumulación indebida de alimentos (Venegas Durán, 2019).

En los resultados obtenidos del análisis de almidones, hay varios aspectos destacables. Por ejemplo, la presencia de almidones de maíz fue baja comparada con los almidones afines a *Phaseolus* spp., ya que en la mayoría de las muestras se encontró este género (frijoles) o almidones con características morfológicas afines a *Phaseolus* spp. Lo anterior plantea cómo los metates fueron posiblemente usados para moler otras especies vegetales (Venegas Durán, 2019).

Otro dato muy notable es que las muestras de almidones recuperados en los fragmentos de metates presentan diferentes características que nos hacen pensar en diversas técnicas o procesos de preparación y producción de alimentos. Por ejemplo, los almidones que presentan daños por calor como los hallados en las muestras 84, 95 y 97, fueron sometidos a una cocción previa antes de ser molidos, pues como sabemos, las leguminosas deben ser cocidas antes de su consumo. Lo que llama la atención es la acción del molido posterior para obtener una pasta o algo similar a lo que comúnmente conocemos como frijoles refritos, o bien, una vez cocidos y en seco, elaborar un polvo o pinole para incorporarlo en bebidas o en la elaboración de otras mezclas. Esto nos sugiere el uso de diferentes técnicas culinarias para la elaboración de platillos con texturas diferentes (Venegas Durán, 2019).

Mediante los restos carpológicos, hubiéramos esperado localizar una mayor cantidad de especies vegetales, ya sean árboles, enredaderas, palmas, bejucos, etc., sin mencionar los desechos de los cultivos asociados al tradicional sistema de agricultura maya que pudieran haber sido procesados al interior del conjunto, sin embargo, no sucedió de esa manera, muy probablemente ocasionado por las condiciones de humedad de la región de Palenque (Venegas Durán, 2019).

El objetivo final de esta investigación fue demostrar los modos de subsistencia al interior del grupo Limón reflejados en la disponibilidad de especies vegetales, para la fabricación de alimentos o de otro tipo de actividades, por lo que los restos arqueológicos, arrojaron evidencia para comprender de una mejor manera la explotación de la selva media y alta durante el periodo en el cual fue ocupado el grupo Limón.

Resulta necesario adoptar una visión interdisciplinaria para que en la medida de que avancemos en la construcción del conocimiento de la interacción Hombre medio ambiente, podamos compartirlo con otros investigadores y expertos en otras disciplinas para así tener una perspectiva más amplia, más enriquecedora, más sólida y robusta. Sin lugar a duda estamos muy cerca de lograr avances significativos que nos podrán ayudar a entender la forma en que los grupos sociales de la actualidad realizan esas mismas actividades.

Agradecimiento

Esta investigación no se habría podido realizar sin la colaboración de muchas personas que han proporcionado su ayuda, sus conocimientos y sobre todo su amistad y su infinita paciencia para lograr una mejor comprensión de nuestro pasado.

En primer lugar, quiero agradecer a los pasantes de la licenciatura en Arqueología de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH) Wenceslao Urbina Cruz, Yael Sánchez López, Josué Herrera Cruz, por su apoyo en las excavaciones en campo, lavado y separación de materiales arqueológicos, gracias por su tiempo.

Gracias al invaluable apoyo de los arqueólogos Elizabeth Ojeda Rodríguez, Moisés Herrera Parra y María Novelo Pérez, del maestro David Castillo Acal y del biólogo Arturo Cantón Ruz, de la UADY, gracias por compartir sus conocimientos conmigo.

Al doctor Roberto López Bravo de la Facultad de Humanidades de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH), por sus amables comentarios para la elaboración del proyecto y propuesta ante el Consejo de Arqueología del INAH. A la doctora Carmen Salazar Gómez Varela y al biólogo Ricardo Zaras Pérez, ambos del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la UADY, así como del antropólogo Juan Miguel Kosztura Núñez de la Universidad Nacional de Colombia por su invaluable ayuda en la elaboración de la colección de referencia de fitolitos actuales. Al profesor Gaspar Morcote-Ríos del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá por su paciencia y su disposición a compartir el cono-

cimiento generado por más de diez años en la identificación de fitolitos. Al arqueólogo Jeison Lenis Chaparro Cárdenas del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá, por su apoyo y ayuda mientras realizaba mi estancia de investigación.

A la Secretaría de Investigación, Innovación y Educación Superior del Gobierno del Estado de Yucatán, especialmente al doctor Raúl Godoy Montañez, secretario de Investigación, Innovación y Educación Superior, y al doctor Alejandro Ramírez Loria, director general de Investigación e Innovación por su apoyo decidido para financiar parte de esta investigación. A la licenciada Alejandra Patricia Salazar Olascoaga por la atinada y certera asistencia en la revisión y corrección de estilo del presente texto.

Referencias documentales

Abramiuk, M., Dunham, P., Cummings, L., Yost, C., Pesek, T. 2011. Linking past and present: A preliminary paleoethnobotanical study of Maya nutritional and medicinal plant use and sustainable cultivation in the Southern Maya Mountains, Belize. *Ethnobotany Research & Applications* 9: 257-273.

Albert, R. M. 1995. Nuevo sistema de análisis descriptivo para fitolitos de sílice. *Pyrenae* 26: 19-38.

Albert, R. M., Bamford, M. K., Esteban, I. 2015. Reconstruction of ancient palm vegetation landscapes using a phytolith approach. *Quaternary International* 369: 51-66.

Alcatraz, F. 2013. El métodoo fitosociológico. *Geobotánica* 11: 27.

Anero Bartolomé, M. T. 2008. Aerobiología y polinosis en Castilla y León. Junta de Castilla y León. Valladolid.

Anselmetti, F. S., Hodell, D. A., Ariztegui, D., Brenner, M., Rosenmeier, M. F. 2007. Quantification of soil erosion rates related to ancient Maya deforestation. *Geology* 35 (10): 915.

Antolín, F., Berihuete Azorin, M., López Bultó, O. 2016. Archaeobotany of wild plant use: Approaches to the exploitation of wild plant resources in the past and its social implications. *Quaternary International* 404: 1-3.

Archila, S., Giovannetti, M., Lema, V. 2008. Arqueobotánica y teoría arqueológica: Discusiones desde Suramérica. Ediciones Uniandes. Bogotá.

Badal, E., Carrión, Y., Rivera, D., Uzquiano, P. 2003. La arqueobotánica en cuevas y abrigos: objetivos y métodos de muestreo. En: Buxó. R., Piqué, R. (Eds.) La recogida de muestras en arqueobotánica: objetivos y propuestas metodológicas La gestión de los recursos vegetales y la transformación del paleopaisaje en el Mediterráneo occidental. Museu d'Arqueologia de Catalunya. Barcelona. Pp: 19-29.

Barba Pingarrón, L., Rodríguez, R., Córdova, J. L. 1991. Manual de técnicas microquímicas de campo para la arqueología. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM. Ciudad de México.

Barnhart, E. 2001. The Palenque mapping project: settlement and urbanismat an ancient maya city. Tesis de Doctorado. Universidad de Texas. Austin.

Barrera, A. 1989. La taxonomía Botánica Maya. *Ciencias* 3: 82-88.

Bescherer Metheny, K. 2015. Archaeology of Food: An Encyclopedia. Rowman and Littlefield. Lanham.

Capparelli, A., Pochettino, M.L., Lema, V., López, M. L., Andreoni, D., Ciampagna, M. L., Llano, C. 2015. The contribution of ethnobotany and experimental archaeology to interpretation of ancient food processing: Methodological proposals based on the discussion of several case studies on *Prosopis* spp., Chenopodium spp. and Cucurbita spp. from Argentina. *Vegetation History and Archaeobotany* 24(1): 151-163.

Castillo Acal, D. 2015. Arqueobotánica en el área maya. *Desde el Herbario CICY* 190: 186-190.

Castillo Acal, D. 2017. Los usos de las plantas de bosques tropicales por la sociedad maya durante la época prehispánica. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida.

Colunga García, P., Zizumbo Villarreal, D. 2004. Domestication of plants in maya lowlands. *Economic Botany* 58: 102-110.

CONAFOR. 2011. Manual y procedimientos para el muestreo de campo Re-muestreo 2011. CONAFOR, Zapopan.

Deal, M. 1983. Ceramic systems of the contemporary tzeltal maya: An ethno-archaeological study. Tesis de Doctorado. Departmento de Arqueología, Simon Fraser University. Bumaby.

Emery, K. F. 2004. Maya Zooarchaeology: New Directions in Method and Theory. Cotsen Institute of Archaeology. University of California. Los Angeles.

Ezra, J., Acosta Ochoa, G., García, V. H. 2015. Análisis de los granos de almidón extraídos de metates y vasijas de Xochicalco. *Revista de Investigaciones Arqueométricas* 2(2): 8-16.

Fedick, S. L. 2010. The Maya Forest: Destroyed or cultivated by the ancient Maya? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(3): 953-954.

Fisher, C. 2014. The role of infield agriculture in Maya cities. *Journal of Anthropological Archaeology* 36: 196-210.

Flannery, K. V. 1986. Guilá Naquitz: Archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, Mexico. Emerald Group Publishing. Hawthorne.

Ford, A., Nigh, R. 2015. Maya Forest Garden: Eight Millennia of Sustainable Cultivation of the Tropical Woodlands. Left Coast Press. Nueva York.

Ford, R. 1981. Paleoethnobotany in American archaeology. En: Schiffer, M (Ed.) Advances in archaeological method and theory. Academic Press. Nueva York. Pp. 285–336.

Giovannetti, M., Capparelli, A., Pochettino, M. 2008. La Arqueobotánica en Sudamérica. ¿Hacia un equilibrio de enfoques? Discusión en torno a las categorías clasificatorias y la práctica arqueobotánica y paleoetnobotánica. En: Archila, S., Giovannetti, M., Lemw, M. (Eds.) Arqueobotánica y teoría arqueológica, Discusiones desde Sudamérica. Universidad de los Andes. Pp. 17-33.

Götz, C. M. 2014. La alimentación de los mayas prehispánicos vista desde la zooarqueología. *Anales de Antropología* 48(1): 167-199.

Hageman, J. B., Goldstein, D. J. 2009. An integrated assessment of archaeobotanical recovery methods in the Neotropical rainforest of northern Belize: Flotation and dry screening. *Journal of Archaeological Science* 36(12): 2841-2852.

Hald, M. M., Steen Henriksen, P., Fischer Mortensen, M. 2016. Food, economy and society: Multi-faceted lessons to learn from ancient

plant remains. En: Jørgensen, L., Lynnerup, N., Løkke, A, Balslev, H (Eds.) Food, population and health—Global patterns and challenges: Proceedings of an Interdisciplinary Symposium on the Dynamics from Prehistory to Present. The Royal Danish Academy of Sciences and Letters. Pp. 169-178.

Hastorf, C. A. 1999. Recent research in paleoethnobotany. *Journal of Archaeological Research* 7(1): 55-103.

Hayden, B., Cannon, A. 1983. Where the garbage goes: Refuse disposal in the Maya Highlands. *Journal of Anthropological Archaeology* 2(2): 117-163.

Helms, M. W. (1978). On Julian Steward and the nature of culture. *American Ethnologist* 5(1): 170-183.

Hutson, S. R., Stanton, T. W., Magnoni, A., Terry, R., Craner, J. 2007. Beyond the buildings: Formation processes of ancient Maya houselots and methods for the study of non-architectural space. *Journal of Anthropological Archaeology* 26(3): 442-473.

Jones, T., Pudzisz, R., Morehart, C., Lentz, D. 2015. In search of Ramon: A Paleoethnobotanical Study of Plant Remains from Tikal. Chicago Botanic Garden. Chicago.

Killion, T. W. 1992. Gardens of Prehistory: The Archaeology of Settlement Agriculture in Greater Mesoamerica. University of Alabama Press. Tuscaloosa.

Korstanje, A. 2008. Ser o no ser: De arqueólogos/as y arqueobotánicas / os. En: Archila, S., Giovannetti, M., Lemw, M. (Eds.) Arqueobotánica y teoría arqueológica, Discusiones desde Sudamérica. Universidad de los Andes. Pp. 35-50.

Lagiglia, H., Hernández, A. 2008. Aportes para una metodología teórica de la arqueobotánica. En: Archila, S., Giovannetti, M., Lemw, M. (Eds.) Arqueobotánica y teoría arqueológica, Discusiones desde Sudamérica. Universidad de los Andes. Pp. 167-180.

Lentz, D. 1999. Plant resources of the ancient Maya: The paleoethnobotanical evidence. *Reconstructing ancient Maya diet* 1: 3-18.

Lentz, D. 2000. Imperfect balance: Landscape transformations in the Precolumbian Americas. Columbia University Press. Nueva York.

Lentz, D. 2014. Maya Diets of the Rich and Poor: Paleoethnobotanical Evidence from Copan. *Society for American Archaeology* 2(3): 269-287.

Lentz, D. L., Dunning, N. P., Scarborough, V. L., Magee, K. S., Thompson, K. M., Weaver, E., Carr, C., Terry, R. E., Islebe, G., Tankersley, K. B., Grazioso Sierra, L., Jones, J. G., Buttles, P., Valdez, F., Ramos Hernandez, C. E. 2014. Forests, fields, and the edge of sustainability at the ancient Maya city of Tikal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(52): 18513-18518.

Lentz, D. L., Hockaday, B. 2009. Tikal timbers and temples: Ancient Maya agroforestry and the end of time. *Journal of Archaeological Science* 36(7): 1342-1353.

Lentz, D., Graham, E., Vinaja, X. 2016. Agroforestry and ritual at the ancient Maya center of Lamanai. *Journal of Archaeological Science: Reports* 8: 284-294.

Levin, M. J. 2015. Ancient Plants and People: Contemporary Trends in Archaeobotany. *Food, Culture & Society* 18(4): 709-711.

López Bravo, R. 1995. Excavaciones en el Grupo B de Palenque. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Antropología e Historia. Ciudad de México.

López Bravo, R. 2013. State interventionism in the late classic Maya Palenque polity: Household and community archaeology at El Lacandón. Tesis de Doctorado. Universidad de Pittsburgh. Pittsburgh.

López Sáez, J. A., Peña Chocarro, L. 2008. La huella humana en los paisajes pretéritos: Una lectura arqueobotánica. En: López, J. Peña, L. (Comp.) Historia Agraria y Agricultura Sostenible La huella humana en los paisajes pretéritos: Una lectura arqueobotánica. Congreso de Historia Agraria. Ministerio de Educación y Ciencias. Pp. 1-20.

MacNeish, R. S. 1992. The origins of agriculture and settled life. University of Oklahoma Press. Norman.

Manzanilla, L. 1981. Unidades Habitacionales Mesoamericanas y sus Áreas de Actividades. Instituto de Investigaciones Antropológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

Manzanilla, L. 1987. Cobá, Quintana Roo. Análisis de Dos Unidades Habitacionales Mayas. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

Manzanilla, L. R. 2016. Discussion: The subsistence of the Teotihuacan metropolis. *Archaeological and Anthropological Sciences* 9: 133-140.

Mariotti Lippi, M. 2012. Ancient floras, vegetational reconstruction and man-plant relation- ships: Case studies from archaeological sites. *Bocconea* 24: 2001.

McClung de Tapia, E. 1983. Laboratorio de Paleoetnobotánica. *Anales de Antropología 19*: 1.

McNeil, C. L., Burney, D. A., Burney, L. P. 2010. Evidence disputing deforestation as the cause for the collapse of the ancient Maya polity of Copan, Honduras. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(3): 1017-1022.

Molina Vázquez, R. O. 2014. Arqueometría en México. *La Ciencia y el hombre. Revista de divulgación científica de la Universidad Veracruzana*, 27(1).

Monk, J. J., Alexander, C. S. 1975. Interactions Between Man and Environment: An Experimental College Course. *Journal of Geography* 74(4): 212-222.

Montero López, C. Trabanino, F., Varela Scherrer, C. M., Liendo Stuardo, R. 2016. El manejo de un paisaje construido: Aprovechamiento y explotación de los recursos vegetales y faunísticos en Chinikihá, Chiapas. *Revista Etnobiología* 14(1): 5-22.

Moran, E. 1990. Ecosystem Ecology in Biology and Anthropology. En: Moran, E. (Ed.) Ecosystem approach in Anthropology. University on Michigan Press. Detroit. Pp. 3-40.

Morcote-Ríos, G., Bernal, R. 2001. Remains of palms (Palmae) at archaeological sites in the New World: A review. *The Botanical Review* 67(3): 309-350.

Morcote-Ríos, G., Bernal, R., Raz, L. 2016. Phytoliths as a tool for archaeobotanical, palaeobotanical and palaeoecological studies in Amazonian palms. *Botanical journal of the Linnean Society* 182(2): 348-360.

Morcote-Ríos, G., Giraldo-Cañas, D., Raz, L. 2015. Catálogo ilustrado de fitolitos contemporáneos con énfasis arqueológico y paleoecológico I. Gramíneas amazónicas de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Morehart, C. T. 2002. Ancient Maya ritual cave utilization: A Paleoethnobotanical perspective. Tesis de Doctorado. Florida State University. Tallahassee.

Morehart, C. T. 2005. Diversity, Standardization and the State. En: Foster, T., Paciulli, L., Goldstein, D. (Eds.) Viewing the future in the past. Historical Ecology Applications to Environmental Issues. The University of South Carolina Press. Columbia Pp. 15-33.

Morehart, C. T., Wyatt, A. R., Lentz, D. L. 2004. Paleoethnobotany in the Maya Lowlands: The Belize River Valley. 69th Annual Meetings of the Society for American Archaeology, Montreal.

Mostacedo, B., & Fredericksen, T. S. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR). Santa Cruz de la Sierra.

Negrete Gutiérrez, S. S. 2015. Somos lo que comemos: Relaciones identitarias en un grupo de habitantes de Chinikihá, Chiapas, a través del análisis de la alimentación. Clásico tardío 600-800 d.C. Escuela Nacional de Antropología e Historia. Ciudad de México.

Nigh, R. 2008. Trees, Fire and Farmers: Making Woods And Soil In The Maya Forest. *Journal of Ethnobiology* 28(2): 231-243.

Núñez, D. R., Obón de Castro, C. 2007. La historia de las interacciones entre las diversas culturas y las plantas. En Núñez, D. R., Obón de Castro, C. (Eds.) Etnobotánica manual de teoría y prácticas. Universidad de Murcia. Murcia. Pp. 8.

Orlove, B. S. 1980. Ecological Anthropology. *Annual Review of Anthropology* 9(9): 1-10.

Pearsall, D. M. 1989. Paleoethnobotany: A handbook of procedures. Routledge. Londres.

Pennington, H., Weber, S. 2004. Paleoethnobotany: Modern resaerch Connecting Ancient Plants and Ancient Peoples. *Critical Reviews in Plant Sciences* 1(23): 13-20.

Piperno, D. R. 1988. Phitolyth analysis. An Archaeological and Geological Perspective. Department of Anthropology Temple University Philadelphia. Pennsylvania.

Renfrew, J. M. 1973. Palaeoethnobotany. The prehistoric food plants of the Near East and Europe. Columbia University Press. Nueva York.

Rico Grey, V. 1992. Los mayas y el manejo de las selvas mayas. *Ciencias* 28: 15-20.

Robinson, M. E., McKillop, H. I. 2013. Ancient Maya wood selection and forest exploitation: A view from the Paynes Creek salt works, Belize. *Journal of Archaeological Science* 40(10): 3584-3595.

Sánchez, D., Villanueva, C., Torres, M., DeClerck F. A. J. 2013. Cercas vivas y su valor para la producción y conservación. CATIE. San José.

Santley, R., Kneebone, R. 1993. Craft specialization, refuse disposal, and the creation of spatial archaeological records in prehispanic Mesoamerica. En: Santley, R., Hirth, K. (Eds.) Prehispanic domestic units in western Mesoamerica. CRC Press. Boca Ratón. Pp. 37-63.

Smith, B. D. 2000. Guilá Naquitz Revisited Agricultural Origins in Oaxaca, Mexico. En: Feinman, G., Manzanilla, L., (Eds.) Cultural Evolution. Springer International. Nueva York Pp. 15-60.

Staller, J. E., Carrasco, M. 2010. Pre-Columbian foodways: Interdisciplinary approaches to food, culture, and markets in ancient Mesoamerica. Springer. NuevaYork.

Steward, J. 1955. Theory of culture change: The methodology of multilinear evolution. University of Illinois Press. Chicago.

Trabanino, F. 2012. Sistema de manejo del bosque tropical en Chinikihá a través de la etnoecología y la paleoetnobotánica. XXV Simposio de Investigaciones Arqueológicas en Guatemala. Ministerio de Cultura y Deportes. Guatemala. Pp. 798-804.

Trabanino, F. 2014. El uso de las plantas y el manejo de la selva por los antiguos mayas de Chinikihá. Interacciones sociedad y medio ambiente a través de la paleoetnobotánica y de la antracología. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

Trabanino, F., Liendo Stuardo, R. 2010. Arqueología de las plantas en Chinikihá. Consultado en noviembre de 2020. http://www.saa.org/Portals/0/Trabanino.pdf

Valadez Azúa, R., Götz, C., Adriano, C., Blanco, A., De Vega Novoa, H., Ibarra, E., Montero López, C. 2010. Arqueobotánica y arqueozoología. En: Moreno, A, Pulido, T., Mariaca, M., Valadez, R., Mejía, P., Gutiérrez, T. (Eds.) Sistemas biocognitivos tradicionales Paradigmas en la conservación Biológica y el Fortalecimiento Cultural. Asociación Etnobiológica Mexicana, A. C. Global Divinity Foun-

dation, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, El Colegio de la Frontera Sur, Sociedad Latinoamericana de Etnobiología. Ciudad de México. Pp. 382-390.

VanDerwarker, A. M., Bardolph, D. N., Hoppa, K. M., Thakar, H. B., Martin, L. S., Jaqua, A. L., Biwer, M. E., Gill, K. M. 2016. New World Paleoethnobotany in the New Millennium (2000–2013). *Journal of Archaeological Research* 24(2): 125-177.

Vayda, A. P., McCay, B. J. 1975. New Directions in Ecology and Ecological Anthropology. *Annual Review of Anthropology*, 4(1): 293-306.

Venegas Durán, B. J., 2019. Paleoetnobotánica y arqueobotánica del Grupo Limón: Nuevos aportes para comprender la subsistencia de un conjunto residencial de la antigua ciudad de Palenque, Chiapas. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Antropológicas. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida.

Venegas Durán, B. J., Salazar, C. 2019. La huella indeleble de los fitolitos. *Desde el Herbario CICY*. 11: 76-79.

Whitaker, T. W., Cutler, H. C. 1986. Cucurbits from preceramic levels at Guila Naquitz. Academic Press. New Haven.

White, C. D. 1999. Reconstructing ancient Maya diet. University of Utah Press. Salt Lake City.

Whittington, S. 1991. Detection of significant demographic differences between subpopulations of Prehispanic Maya from Copan, Honduras, by survival analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 85(2): 167-184.

Wyatt, A. R. 2008. Pine As An Element Of Household Refuse In The Fertilization Of Ancient Maya Agricultural Fields. *Journal of Ethnobiology* 28(2): 244-258.

Zapata Peña, L., Peña Chocarro, L. 2013. Macro restos vegetales arqueológicos. En: García, M., L. Zapata (Coords.) Métodos y técnicas de análisis y estudio en arqueología prehistórica: de lo técnico a la reconstrucción de los grupos humanos. Universidad del País Vasco. Pp. 303-314.

Revisores

Arqueologo Alejandro Tovalín Ahumada
Instituto Nacional de Antropologia-Chiapas

Dr.Alfonso Lugo Vázquez
Laboratorio de Limnología Tropical, FES Iztacala, Universidad Autónoma de México

Dr. Alfonzo A. González Díaz
El Colegio de Frontera Sur

M. en C. Ana Rocha Loredo
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dr.Antonio García Méndez
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dra.Carolina Orantes García
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dra. Clara Luz Miceli Méndez
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dra.Clara Tinoco
Instituto de Ecología, Universidad Autónoma de México

Dra.Claudia Salvatierra
Tecnológico de Chetumal

M. en C. David A. Muñoz
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

M. en A. Diana Martínez Yirizar
Instituto de Investigaciones Antropológicas- Universidad Nacional Autónoma de México

Dr. Dídac Santos Fita
Universidade Federal do Pará

Dr.Diego R. Pérez Salicrup
Universidad Nacional Autónoma de México

Dr.Eduardo Espinoza Medinilla
ICBIOL- Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dra. Eréndira Cano Contreras
Centro de Investigaciones Multidisciplinarias Sobre Chiapas y la Frontera Sur-
Universidad Nacional Autónoma de México

Dr. Fabio Flores Granado
Centro Peninsular en Humanidades y Ciencias Sociales-
Universidad Nacional Autónoma de México

M. en C. Fahd Henrry Carmona Torres
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia-
Universidad Nacional Autónoma de México

Mtro. Gerardo Carbot Chanona
Secretaria de Medio Ambiente e Historia Natural

Dr. Gilberto Alejandro Ocampo Acosta
Universidad de Aguascalientes

Mtro. Ignacio Sánchez Sánchez
ICIBIOL- Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dr.Javier Avendaño Gil
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dr.José Antonio De Fuentes Vicente
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dr.José Luis Rangel
El Colegio de la Frontera Sur

M. en C. Laila Yunes Jiménez
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dr.Leonado Beltrán Rodríguez
Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

Dr. Luis Ignacio Hernández Chávez
Tecnológico de Felipe Carrillo Puerto

M. en C.Manuel Aranda Coello
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dra. Mariana Vallejo Ramos
Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

Neptalí Ramírez Marcial
El Colegio de la Frontera Sur

Dr. Omar Domínguez Domínguez
Facultad de Biología Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo

Dra. Paula Enríquez
El Colegio de la Frontera Sur

Dr.Pedro García Barrera
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

Dr.Ricardo Czaplewski
Hospital de Especialidades Veterinarias San Jerónimo-
Universidad Nacional Autónoma de México

Dra. Rocío Cruz Ortega
Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México

Dra.Sandra Luz Cabrera Hilerio
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Dr.Sergio López Mendoza
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dra.Tamara Rioja
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dra. Alma Rosa González Esquinca
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Dr. Adalberto Zenteno Rojas
Tecnológico Nacional de México. IT Tuxtla Gutiérrez

Dr. Daniel González Mendoza
Instituto de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma de Baja California

Dr. Luis Ignacio Hernández Chávez
Tecnológico Nacional de México. ITS Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo

Dr. Marco Antonio Altamirano González Ortega
Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Chiapas

Rectoría

Mtro. Juan José Solórzano Marcial
Rector

Dra. Magnolia Solís López
Secretaría General

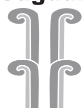
Mtro. Rafael de Jesús Araujo González
Secretario Académico

Lic. Victor Manuel Moreno Constantino
Abogado General

Lic. Enrique Pérez López
Director General de Extensión Universitaria

Mtro. Ricardo Hernández Sánchez
Instituto de Ciencias Biológicas

Colección Jaguar



UNICACH

Estudios sobre la biodiversidad tropical mexicana: conservación y aprovechamiento sustentable

Se terminó de imprimir durante el mes de diciembre de 2021 en MM&R digital S. A. de C. V., Teléfono: (55) 56-88-60-85, Naucalpan de Juarez, Estado de México, con un tiraje de 500 ejemplares. El diseño tipográfico estuvo a cargo de Salvador López Hernández, la corrección de Luciano Villarreal Rodas. El cuidado de la edición fue supervisada por la Oficina Editorial de la UNICACH, durante el rectorado del Mtro. Juan José Solórzano Marcial.

Las ciencias biológicas son una de las más apasionantes, no sólo por la diversidad de temas y nuevos conocimientos que se generan cada día, sino por comprender las partes más íntimas de la vida y su relación con el medio que la rodea. Muestra de ello es la presente obra, la cual consta de 15 capítulos de muy variados y diversos temas. Todos y cada uno de ellos redactados por un estudiante de maestría o doctorado de una institución del país y respaldado por su comité tutor, con la finalidad de generar nuevo conocimiento en beneficio de la sociedad.

Esperemos que esta obra sea de interés para los futuros lectores y despierte nuevas interrogantes en aras de incrementar el conocimiento sobre la conservación y aprovechamiento de los ecosistemas tropicales.

